Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus Müll.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Annemarie Colley
aus Insterburg in Ostpreußen

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1931

Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus Müll.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Annemarie Colley
aus Insterburg in Ostpreußen

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1931

Als Dissertation angenommen: 22. Juli 1930
Berichterstatter: Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Korschelt
Tag der mündlichen Prüfung: 12. November 1930
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“
Band 138, Seite 233—302. 1931.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 234
II. Material und Methode 234
III. A. Untersuchungen an kleinen Teilstücken 236
1. Typische Regeneration 236
a) Kopfregeneration 237
b) Schwanzregeneration 240
2. Atypische Regeneration 343
a) Einfache Mißbildungen 245
b) Doppelbildungen 247
c) Heteromorphosen 248
B. Untersuchungen an experimentell erzeugten überzähligen Regeneraten größerer Teilstücke 250
1. Versuchsanordnungen und Bau der überzähligen Regenerate. 250
a) Irreguläre Regenerate in der Frontalebene 256
aa) Doppelanlagen 256
bb) Einzelanlagen 262
cc) Zusatz [α) Beschreibung dreischwänziger Würmer und 268
β) eines Tieres, dessen Komponenten um 180° gedreht waren] 272
b) Irreguläre Regenerate in der Sagittalebene 273
2. Determinationsexperimente an Regeneraten von Tieren mit lateralen Einzelanlagen 285
IV. Anhang: Über Veränderungen des Chloragogengewebes 295
V. Zusammenfassung der Ergebnisse 298
Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen 300
Literaturverzeichnis 300

I. Einleitung.

Lumbriculus ist schon vielfach Gegenstand von Regenerationsuntersuchungen gewesen, da er in hohem Grade fähig ist, verlorengegangene Körperabschnitte wieder zu ersetzen. Aus diesem Grunde wurde er auch für die vorliegende Arbeit herangezogen, deren ursprüngliche Aufgabe es war, isolierte Stücke von sehr geringem Umfang in bezug auf ihr Regenerationsvermögen zu prüfen. Zugleich sollte festgestellt werden, ob sich in ihrem Verhalten wesentliche Unterschiede zu dem größerer Teilstücke ergeben würden. Aus den Mitteilungen anderer Autoren war schon früher bekannt, daß hier auffallend viel atypische Formen gebildet werden können, was sich auch bei meinen Experimenten wieder bestätigte. Hyman setzte das Auftreten der verschiedenen atypischen Regenerate in Beziehung zu der Körperregion, aus welcher die regenerierenden Abschnitte stammten. Vordere Segmente sollten danach eine ausgesprochene Neigung zur Kopfbildung, die in der hinteren Körperhälfte liegenden dagegen die zur Schwanzbildung aufweisen. In der Mitte befindliche Segmente zeigten dann alle möglichen Übergänge zwischen beiden Extremen. Durch meine Versuche konnte jedoch nachgewiesen werden, daß solche Unterschiede auch sehr stark vom Größenfaktor der einzelnen Teilstücke abhängig sind, und in derselben Körperregion nebeneinander vorkommen können. Dies führte zu dem Wunsch, die Frage nach den Gesetzmäßigkeiten bei der Entstehung von Regeneraten noch von einer zweiten Seite her anzuschneiden. Der Weg hierzu war das Hervorrufen überzähliger Regenerate an einer beliebigen Stelle des Wurmkörpers, was zum erstenmal K. v. Haffner gelang, der seitliche Vorderenden experimentell erzeugen konnte. Die verschiedenen Arten der irregulären Neubildungen sind im zweiten Teil meiner Arbeit beschrieben, wobei die Frage nach ihrer Determination zuerst nur soweit berücksichtigt wurde, als die Entstehungsweise der Regenerate damit zusammenhing. Der letzte Abschnitt endlich behandelt alle weiteren Versuche, welche nach dieser Richtung hin ausgeführt worden sind.

II. Material und Methode.

Für meine Untersuchungen wurde stets möglichst frisches Material verwendet, das sich sehr gut in größeren Aquarien aufbewahren ließ. Selbst nach den Wintermonaten konnten keinerlei Schädigungen an solchen Würmern bemerkt werden. Die Aquarien waren etwa bis zur Hälfte mit Schlamm- und Pflanzenresten gefüllt, das Wasser darin wurde einige Male, doch nicht allzuoft erneuert.

Operierte Tiere wurden in Petrischalen von 4—5 cm Durchmesser und 2—3 cm Höhe gehalten, welche mit kleinen Glasscheiben zugedeckt waren. Durchschnittlich einmal am Tag wechselte ich das Wasser dieser Gefäße.

Kleinere Wurmstücke lebten während der ersten 3 Tage nach der Operation in reinem Wasser, das in dieser Zeit täglich mehrfach erneuert wurde. In Zerfall befindliche Segmente wurden dabei stets sorgfältig entfernt. Erst später setzte ich etwas Schlamm hinzu, jedoch nicht viel mehr als nötig war, um den Boden des Gefäßes gerade eben zu bedecken, damit das Auffinden der kleinen Teilstücke nicht allzusehr erschwert war. Diese dünne Bodenschicht wurde häufig erneuert.

Größere Wurmstücke ließen sich dagegen niemals länger als 12 Stunden gut in Schalen aufbewahren, die nichts weiter als Wasser enthielten. Während nämlich isolierte Fragmente in der ersten Zeit bewegungslos sind, kriechen die größeren Tiere, solange es ihnen irgend möglich ist, fortwährend umher, da sie anscheinend keinen Ruhepunkt auf dem Glasboden der Gefäße finden können. Hierdurch sind sie bald sehr geschwächt und zerfallen meist schon nach einigen Tagen. Sie halten sich jedoch eine recht lange Zeit hindurch frisch, wenn man ihnen einen Unterschlupf bietet, den sie auch in der freien Natur bevorzugen. Deshalb wurde immer ein loses Geflecht von Pflanzenfasern in die Schalen gelegt, in welchem sich die Würmer auch sehr rasch verkrochen. Häufig war außerdem nur noch reines Wasser vorhanden, weil sich das Einbohren in Schlamm sowie ein Füllen des Darmes mit Schlammpartikelchen bei manchen Experimenten als sehr unzweckmäßig herausstellte. Gewöhnlich aber setzte ich noch ein wenig feinen organischen Detritus hinzu. Nahrungsreste wurden stets entfernt.

Die Operation selbst führte ich mit einer scharf geschliffenen Lanzettnadel unter der Lupe aus. Die Tiere befanden sich dabei auf einer ebenen Glasplatte, von der möglichst jede Flüssigkeit durch eine Pipette abgesaugt wurde. Bei der Isolierung nur weniger Segmente (Teil A) gelangten lediglich Querschnitte in Anwendung. Häufig teilte ich etwas umfangreichere Abschnitte nach 24 Stunden noch einmal, damit die beiden so entstehenden Teilstücke jeweils nur eine einzige Wundfläche zu verschließen hatten, eine Methode, die meines Wissens von Morgulis (1907) zum erstenmal angewandt wurde. Die Schnittführung zur Erzeugung überzähliger Regenerate an der Längsachse des Körpers wird erst in dem betreffenden Text genauer beschrieben werden (Teil B).

Als Betäubungsmittel gelangte sogenanntes Chloroformwasser zur Verwendung, dessen Rezept von Joest (1897) angegeben worden ist. Teilweise verdünnte ich diese Lösung von zehn Tropfen Chloroform in 100 ccm Aqua dest. auch noch etwas stärker mit Wasser. Die Würmer wurden einige Sekunden in diese Flüssigkeit gebracht, bis sie bewegungslos waren. Bei starker Konzentrationsänderung oder ein wenig längerer Einwirkung des umgebenden Mediums werden zwar manche Schädigungen hervorgerufen, z. B. bluten die Tiere häufig sehr stark, trotzdem wird diese Behandlung noch recht gut vertragen, wenn sie die angegebenen Grenzen nicht allzusehr übersteigt. Kontrolltiere, welche zu keinen weiteren Versuchen benutzt wurden, erholten sich in Leitungswasser sehr rasch wieder und ließen keinerlei Nachwirkungen erkennen. Operierte Würmer verhalten sich ähnlich. Allerdings schien es bei der Herstellung kleinster Teilstücke, als ob sich der Prozentsatz der entstehenden Mißbildungen durch die Behandlung mit Chloroformwasser wesentlich erhöhte. Obwohl dieser Befund

sehr gut auch ein zufälliges Ergebnis sein konnte, mußte eine solche Fehlerquelle doch für viele Untersuchungen vermieden werden. Daher verwendete ich zur Isolierung wenigsegmentiger Stücke nur im Anfang das Betäubungsmittel und unterließ es dann bald. Die kompliziertere Schnittführung in Teil B aber konnte stets nur an chloroformierten Tieren ausgeführt werden.

Die Lebendbeobachtungen geschahen mit Hilfe einer schwachen Mikroskopvergrößerung, eines Binokulars oder einer Lupe. Als ganz besonders geeignet erwies sich hierfür die binokulare Präparierlupe von Leitz.

Konservierungen wurden mit erwärmten Flüssigkeiten vorgenommen, am besten mit »Susa« oder Zenkerschem Gemisch unter Zusatz von etwas Eisessig.

III.

A. Untersuchungen an kleinen Teilstücken.

1. Typische Regeneration.

Für die Untersuchungen an kleinen Teilstücken galt es als erstes festzustellen, bei welcher Mindestzahl von Segmenten ein isolierter Körperabschnitt noch lebens- und regenerationsfähig ist. Es zeigte sich, daß Stücke von einem einzigen Segment und darunter niemals lebensfähig waren. Dagegen konnten einige von ein bis zwei, ja sogar schon von 1,2 Segmenten existieren und wiesen deutliche Regenerate auf. Den Abschnitten aus nur einem Körperring gelang es zwar in vielen Fällen, die Wunden durch Zusammenziehen der Wundränder zu verschließen, aber sie gingen stets im Laufe weniger Stunden zugrunde. Selbst in einer isotonischen Ringerlösung war es nicht möglich, sie länger als 48 Stunden am Leben zu erhalten. Besonders bemerkenswert ist ein Teilstück, das aus zwei halben, ziemlich großen Segmenten bestand, das Dissepiment lag ungefähr in der Mitte. Dieses Fragment lebte 2—3 Tage in reinem Wasser. Der auffallende Unterschied zwischen einsegmentigen Teilstücken und solchen aus nur 1,2 Segmenten scheint darin seine Ursache zu haben, daß in einem einzigen Körperring die zu den Lebensprozessen notwendigen Organe nicht mehr in genügender Weise vorhanden sind, erstreckt sich doch ein vollständiges Nephridium noch in ein zweites Segment hinein. Bei Teilstücken von etwas mehr als einem Segment ist anscheinend die Möglichkeit zu einem einigermaßen ausreichenden Ablauf der wichtigsten Lebensfunktionen schon in etwas höherem Maße gegeben. Die Angaben von Müller und Morgulis — ein einziger Körperring hätte Regenerate gebildet — konnte ich also nicht bestätigen, indessen ist vielleicht die Annahme berechtigt, daß es sich vielfach um einige Bruchteile mehr als ein Segment gehandelt haben könnte, was manche Zeichnungen Müllers zu bestätigen scheinen.

Auch bei etwas umfangreicheren Stücken ist die Sterblichkeit noch außerordentlich groß, wie schon Müller (1908) angibt, und nach meinen Erfahrungen nimmt sie immer mehr zu, je kleiner die Segmentzahl wird. Daher war es aus praktischen Gründen oft vorteilhafter, mit größeren Abschnitten zu arbeiten, und ich wählte einen Spielraum bis zu 10 Segmenten. Ferner beschränkte ich mich mehr und mehr auf Stücke aus der vorderen Körperhälfte. Mit dieser Angabe sind größere Segmente von einigermaßen dunkler Färbung gemeint. Eine solche Festlegung ist vor allem für die Periode der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wichtig, wo in übereinstimmenden Körperregionen sehr starke Differenzen im Ausbildungsgrad der einzelnen Segmente vorhanden sein können, selbst wenn die Tiere von gleicher Länge sind. Da der Kopf und die 8 ersten andersgestalteten Segmente auch bei meinen Experimenten niemals am Leben erhalten werden konnten, wählte ich die Region vom 9. Segment, das nach den Überlegungen v. Haffners jeweils das älteste im Wurmkörper ist, bis ungefähr zum 60. Körperring. Nur wo es sich als notwendig erwies, wurde die Grenze enger gezogen oder darüber hinausgegangen, bei durchschnittlich 4—5 cm langen Würmern jedoch niemals viel weiter als etwa bis zum 120. Segment. Die noch mehr aboral gelegenen Körperringe waren für meine Zwecke recht ungeeignet, weil sie eine zu geringe Regenerationsfähigkeit besitzen. Morgulis hat an größeren Würmern nachgewiesen, daß das Schwanzende weniger regenerationsfähig ist. Für isolierte Stücke gilt dasselbe, wie später gezeigt werden wird, hier geht dies allmählich sogar soweit, daß kleinste Teilstücke, etwa vom 140. Segment ab, überhaupt nicht in der Lage sind, ein Regenerat hervorzubringen. Da es ihrer Kleinheit wegen außerordentlich schwer ist, einzelne Körperringe der genannten Region zu isolieren, so mußte ich mich damit begnügen, Stücke von etwa 5 bis 10 Segmenten herzustellen, von denen immerhin einige die Operation überdauerten. Sie lebten oft 4—6 Wochen lang, brachten es aber lediglich zu geringen Wundverschlüssen, ohne jemals ein Kopf- oder Schwanzregenerat auszubilden. Eine ähnliche Angabe macht Morgulis (1911) für *Podarke* und v. Wagner (1900) auch für größere Teilstücke von *Lumbriculus*. Aus den genannten Gründen wurden diese jüngsten Regionen für die meisten meiner Untersuchungen vollständig ausgeschlossen.

a) Kopfregeneration.

Zu den normalen Kopfregeneraten wurden alle diejenigen gerechnet, welche einen gut ausgebildeten Kopf mit deutlichem Kopflappen besaßen, an welchen sich eine Anzahl Segmente von besonderer Gestalt anschließt. Solche Tiere waren immer in der Lage, Nahrung aufzunehmen. Die ganzen Bewegungen der Vorderenden drückten deutlichen Kopfcharakter aus. Allerdings ist die Zahl der ersten Segmente verschieden. Auch bei größeren Würmern ist dieser Punkt ungeklärt, weil die Autoren sehr voneinander abweichende Angaben darüber machen. Bei meinen Zählungen war im Gegensatz zu den kleinsten Teilstücken an den regulären Kopfregeneraten größerer Würmer eine konstante Zahl festzustellen, und ich möchte mich den

Ausführungen v. Haffners (1927) anschließen, welcher angibt, daß gewöhnlich 7 borstentragende und ein borstenfreies Segment außer dem Kopf gebildet werden. Ebenso lassen viele Kopfregenerate isolierter Fragmente diese Segmentzahl mehr oder weniger klar erkennen. Daneben aber kommen auch solche vor, die aus dem Kopf und nur 3—5 Segmenten bestehen. Hierbei soll betont werden, daß immer ganz frisches Material zu den Versuchen benutzt wurde, was v. Haffner für unerläßlich hält. Es ist nicht möglich, die Ursache für solche Schwankungen bestimmt anzugeben, denn einmal nimmt die Tendenz hierfür zu, wenn die Größe der regenerierenden Abschnitte auf durchschnittlich 2—4 Segmente herabgedrückt wird, wobei es sich um Stücke von jedem Körperniveau handeln kann. Ferner aber werden die kürzeren Kopfregenerate auch dann besonders häufig gebildet, wenn die Teilstücke dem sehr wenig regenerationsfähigen Hinterende entstammen. Hier zeigen selbst solche von sieben bis zehn Körperringen öfters die kurzen Vorderenden. Mangel an Regenerationsvermögen oder die Nähe des aboralen Poles könnten dabei die orale Regeneration beeinflußt haben, indessen fallen diese beiden Erklärungen im erstgenannten Falle fort, zum mindesten, wenn die Bruchstücke von 2 bis 4 Segmenten aus der vorderen Körperhälfte herausgeschnitten wurden. In einem späteren Abschnitt wird gezeigt, daß die Teile der oralen Partien in bezug auf das Hervorbringen von Hinterenden sehr regenerationsfähig sind. Unter ihnen erzeugen wieder die Fragmente vom geringsten Umfang (1—5 Segmente) im Verhältnis die meisten Schwanzsegmente. Trotzdem besaßen solche Bruchstücke daneben vielfach die Tendenz, die wenigsegmentigen Kopfregenerate zur Entwicklung zu bringen. Immerhin scheint es nicht ausgeschlossen, daß eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit die Bildung dieser Vorderenden noch weiter unterstützt, wie die Beobachtungen an den Teilstücken der hinteren Körperregionen zu zeigen scheinen.

Neben diesem Punkt erschien es wichtig festzustellen, in welchen Zeiträumen die Kopfregenerate bei isolierten Stücken vollständig ausgebildet sind, denn die hierüber bestehenden Angaben weichen stark voneinander ab. Nach den Untersuchungen v. Wagners (1900) findet die Kopfregeneration größerer Wurmstücke mit der Ausbildung des Kopflappens ihr Ende (organogenetische Periode v. Wagners). Da dieser auch bei isolierten Körperringen anscheinend zuletzt sichtbar wird, wählte ich für meine Angaben den Termin, an welchem das Kopfsegment bereits einen gut ausgebildeten Kopflappen besaß.

Der erste deutliche Ansatz zu einem neuen Kopf wurde bei meinen Untersuchungen am zweiten bis dritten Tag nach der Operation sichtbar. In dieser Zeit ist der orale Gewebekegel durchschnittlich etwas größer als der aborale, was sich aber schon am vierten oder fünften Tag auszugleichen beginnt. Bis zur vollständigen Ausbildung des Kopfes vergeht dann bei den einzelnen Teilstücken eine verschieden lange Zeitspanne, doch war nicht zu ermitteln, durch welchen Faktor diese Differenzen zustande kommen. Die Schwankungen bezogen sich auf alle oralen Regenerate, nicht etwa, daß die vorher erwähnten kürzeren Vorderenden sich rascher entwickelten als die anderen.

Tabelle 1.

Sommer:				Winter:			
Gesamtzahl:	Kopfregenerat ausgebildet nach			Gesamtzahl:	Kopfregenerat ausgebildet nach		
	6—7 Tg.	8 - 9 Tg.	10 23 Tg.		7(6) 8 Tg.	9 10 Tg.	11—24 Tg.
31	6	17	8	36	8	17	11
	1/4	1/2	1/4		1/4	1/2	1/4

Aus Tabelle 1 ersieht man, daß ungefähr die Hälfte aller Kopfregenerate im Sommer nach 8—9 Tagen, im Winter nach 9—10 Tagen ausgebildet ist, ein Viertel schon 1—2 Tage früher, der Rest bis zu 2 Wochen später. Vorderenden, welche in den angegebenen Zeiträumen nicht vollkommen entwickelt waren, blieben stets atypisch. Regenerate von nur 5 Tagen konnten im Gegensatz zu Morgulis' Angaben niemals für ganz vollständig angesprochen werden, wohl aber in beiden Jahreszeiten solche von 6 -7 Tagen. Daß die Regenerationszeiten bei Vorderenden längerer Wurmstücke ebenfalls großen Schwankungen unterliegen, erwähnt v. Wagner. Er sucht die Gründe dafür einerseits in äußeren Bedingungen, von denen Wärme, guter Ernährungszustand und bedeutende Größe als regenerationsfördernde Faktoren angesehen werden, teilweise aber auch in individuellen Unterschieden zwischen den einzelnen Tieren.

Teilstücke, deren Kopfregenerate schon fertig ausgebildet sind, scheinen dem Beobachter morphologisch bereits vollständigen kleinen Würmern zu entsprechen, denn das Schwanzregenerat ist seiner äußeren Gestalt nach dann gewöhnlich auch als funktionsfähig anzusehen. Solche Würmchen liegen aber noch 1—2 Tage völlig bewegungslos da und rühren sich nur auf Reize hin. Sie verhalten sich also physiologisch noch wie unvollständig ausgebildete Tiere. Erst allmählich wird

das Kopfregenerat zum führenden Teil, die typischen Kriechbewegungen eines Wurmes stellen sich ein, und zugleich streckt sich der alte Teil etwas in die Länge und wird schmäler. In dieser Zeit ist auch zum erstenmal Aufnahme von Nahrung zu beobachten.

Im Gegensatz dazu erscheint der orale Teil bei größeren Wurmstücken gleich führend, selbst kurz nach der Operation, vor allem wohl deshalb, weil die Beweglichkeit hier niemals in so ausgeprägtem Maße verloren wird.

b) Schwanzregeneration.

Die normale Schwanzregeneration geht gleichzeitig mit der Neubildung des Kopfes vor sich. Im Vorhergehenden wurde schon gesagt, daß die Schwanzregenerate in den ersten Tagen im allgemeinen etwas kürzer als die Kopfregenerate zu sein pflegen. Bald aber wachsen sie heran und erreichen sehr oft eine größere Länge als diese. Der Afterschlitz kann sehr rasch gebildet werden und ist in diesem Fall schon zu bemerken, wenn der Regenerationskegel äußerlich noch nicht einmal segmentiert erscheint. Bei anderen Stücken aber erfolgt der Durchbruch des Darmes nach außen vielfach erst, wenn bereits ein längeres, wohl differenziertes Schwanzregenerat vorhanden ist. Beide Arten entsprechen mit hoher Wahrscheinlichkeit denjenigen, welche v. Wagner (1906) für die Afterbildung größerer Würmer angegeben hat. Funktionsfähig wird ein Schwanzregenerat noch, bevor es vollständig ausgewachsen ist. Die einzelnen Körperringe weisen in ihrem inneren Bau keinerlei Unterschiede zu denen größerer Wurmstücke auf.

Die meisten Segmente werden in den ersten 2 Wochen angelegt und wachsen erst in der Folgezeit heran. Ungefähr einen Monat nach der Isolierung sind nur noch wenige Körperringe dazu gekommen und 2—4 Wochen später hört auch das Wachstum der angelegten Segmente auf. Im ganzen lebten die Tiere nicht viel länger als 3 Monate. Die Todesursache ist allem Anschein nach in Degenerationserscheinungen zu suchen, die sich in einer abnorm hohen Inanspruchnahme des Chloragogengewebes äußerten. Nähere Angaben darüber finden sich im Anhang zu dieser Arbeit.

An der Regeneration des Schwanzendes kleiner Teilstücke wurden zwei Gesetze der Wachstumsphysiologie nachgeprüft, welche besonders von Morgulis untersucht worden sind. Dieser hat einmal die Regeneration größerer und kleinerer Wurmstücke miteinander verglichen. Bei derartigen Experimenten mit *Lumbriculus* verwendete er dazu teilweise sogar Abschnitte von 5—10 Segmenten. Er kommt zu dem

Ergebnis, »daß isolierte Segmente verhältnismäßig mehr als Segmentengruppen (*Podarke*) regenerieren«.

Es war natürlich von Interesse zu ermitteln, ob diese Verhältnisse sich nicht änderten, wenn nur die Variationsbreite von ein bis zehn Körperringen bestand. Zu dem Versuch sind nur Stücke aus den vorderen Körperregionen gleich langer Würmer herangezogen worden. Außerdem wurde noch auf eine beträchtliche Dunkelfärbung der einzelnen Teilstücke geachtet, weil dieses Merkmal mit Sicherheit auf ziemlich ausgewachsene Segmente hindeutet. 10 Tage nach der Operation ist schon ein gewisser Unterschied zwischen größeren und kleineren Abschnitten zu bemerken, der in Tabelle 2 zum Ausdruck kommt.

Tabelle 2.

1—4,5 Segm.		5—10 Segm.		Regenerationszeit
alter Teil in Segm.	regenerierte Segm.	alter Teil in Segm.	regenerierte Segm.	
4,5	30	10	30	
4,5	32	10	35	
4,5	12	9	28	
4,5	20	8,5	28	
4,5	15	7	33	
4	25	7	17	
3,5	28	7	25	
3	17	6,5	35	10 Tage
3	20	6	36	
3	21	6	23	
2,5	12	6	28	
2,5	23	5	27	
2,5	12	5	23	
2	17	5	25	
1,5	5	5	22	
50 Segm.	289 Segm.	103 Segm.	415 Segm.	
Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 5,78 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 4,03 Segm.		

Hierdurch werden die Befunde von Morgulis unterstützt, denn beim Vergleich der beiden Durchschnittszahlen ergibt sich der höhere Wert für die Teilstücke, welche aus weniger als fünf Körperringen bestehen. Damit wird bewiesen, daß das einzelne Segment der geringsten Körperabschnitte bei der Regeneration am meisten in Anspruch genommen wird, was dasselbe besagt, als Morgulis mit den oben zitierten Worten ausdrücken wollte (Morgulis 1911, S. 677).

Die andere Untersuchung, welche Morgulis (1907) angestellt hat, betraf die Frage, ob Stücke aus verschiedenen Körperregionen gleiche Regenerationspotenzen aufweisen oder verschiedenes Verhalten dabei zeigen. Auf Grund ausgedehnter Experimente fand er eine axiale Differenzierung des Wurmkörpers, derart, daß die Regenerationsintensität in der Richtung vom vorderen nach dem hinteren Ende zu abnahm. Es war sehr wahrscheinlich, daß Versuche mit isolierten Segmenten dasselbe Resultat ergeben würden, trotzdem ist dies noch einmal besonders geprüft worden. Zu diesem Zweck wurden möglichst gleichartige Tiere (Herbstmaterial) von durchschnittlich 5 cm Länge nach Verlust des Kopfes und der ersten 8 Segmente in fünf Abschnitte von je 1 cm (a_1—a_5) eingeteilt und kleine Stücke daraus hergestellt. Nur die Teilstücke des gleichen Niveaus kamen miteinander in Berührung, von den übrigen waren sie sorgfältig getrennt. Isolierte Körperringe der hintersten Schwanzregion (a_5) regenerierten niemals deshalb werden sie in der Tabelle 3 nicht mehr mit angeführt. Es geht

Tabelle 3.

a_1		a_2		a_3		a_4	
alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.
6	28	8,5	28	9	23	9	12
6	36	7	17	7	15	8	15
5	23	6,5	35	6	10	8	8
5	25	6	23	5	12	7,5	10
4,5	20	5	22	5	20	7	2
4,5	32	4,5	12	4,5	12	6,5	15
4	25	4,5	30	4,5	25	5,5	13
3	23	4,5	28	3	15	5	6
3	17	3,5	28	2,5	10	4,5	12
2,5	23	3,5	25	2,5	13	2,6	6
2,5	12	3	20				
2	17						
48 Segm.	281 Segm.	56,5 Segm.	268 Segm.	44 Segm.	155 Segm.	63,5 Segm.	99 Segm.
Durchschnittsziffer: 1 Sgem. → 5,9 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 4,8 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 3,2 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 1,6 Segm.	

daraus hervor, daß die Befunde an größeren Wurmstücken auch für kleinere Abschnitte Gültigkeit haben. Natürlich sind die Zahlen ebenso nur von relativem Wert, wie es Morgulis für seine Aufstellungen betont. Beim Vergleich von a_1 und a_4 macht sich ein deutlicher Unter-

schied bemerkbar, dazwischen gibt es allmähliche Abstufungen. Morgulis fand in einem Fall zwar, daß das Regenerationsmaximum nicht im vordersten, sondern erst im nächstfolgenden Abschnitt lag. Ich vermute jedoch, daß es sich um ein zufälliges Ergebnis handelt, welches dadurch zustande gekommen sein mag, daß Gesetz 1 mit hineinspielte. Sind beispielsweise in einer Rubrik kürzere Teilstücke in überwiegender Mehrzahl vorhanden, so wird man hier eine höhere Regenerationsziffer finden, welche unter Umständen alle übrigen Durchschnittszahlen übertreffen kann. In meiner Tabelle ist dieser Fehler zwar nach Möglichkeit vermieden, ließ sich aber besonders zwischen a_1 und a_2 nicht ganz ausschalten, da für die regenerierenden Stücke nicht immer die gleiche Segmentzahl zur Verfügung stand. Der gefundene Wert ist aus den angegebenen Gründen für a_1 etwas zu hoch, er kann nach dem Vergleich der einzelnen Regenerate jedoch niemals kleiner sein als bei a_2.

2. Atypische Regeneration.

Die Regeneration weniger Segmente verläuft nicht so regelmäßig wie bei größeren Stücken. Es kommt hier sehr häufig vor, daß einer der beiden Regenerationskegel atypische Gestalt erhält; ja es wird nicht allzu selten beobachtet, daß dies bei beiden Regeneraten eines einzigen Teilstückes der Fall sein kann. (Unter atypischen Regeneraten wird außer einfachen Mißbildungen, Heteromorphosen und Doppelbildungen auch eine Art von Wundverschluß verstanden, der als kleine weißliche Gewebekappe von durchschnittlich 100—250 μ der Schnittstelle aufliegt, der aber nicht weiter ausgewachsen ist.)

Im allgemeinen konnte festgestellt werden, daß um so mehr atypische Regenerate auftraten, je kleiner die regenerierenden Abschnitte waren. Teilt man beispielsweise die einzelnen Fragmente ihrer Länge nach in drei verschiedene Gruppen ein, in Gruppe A die Teilstücke von 1—4 Segmenten, in B die von 4—7 Segmenten, in C die von 7—10 Segmenten, so zeigt sich bei A der größte Prozentsatz von atypischen Regeneraten.

Tabelle 4 bringt dies noch klarer zur Anschauung. Das Material dazu bildeten je 30 Teilstücke für jede der drei Gruppen. Diese 90 Stücke gehörten nicht zu einer einzigen Serie, da es zu schwierig war, eine so große Menge auf einmal zu isolieren. Jedoch zeigten die einzelnen Serien untereinander ein sehr ähnliches Bild, so daß man sie ohne Bedenken in einer Angabe zusammenstellen konnte. Da sämtliche Abschnitte bis auf die Segmentzahlen möglichst gleichartig sein sollten, so wurden nur Teilstücke aus vorderen Körperpartien miteinander verglichen.

Tabelle 4.

Gruppe A (1—4 Segmente)			Gruppe B (4—7 Segmente)			Gruppe C (7—10 Segmente)			Zeit
Gesamtzahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	Gesamtzahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	Gesamtzahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	
30	14 = 50%	16 = 50%	30	21 = 70%	9 = 30%	30	28 = 93%	2 = 7%	3—4 Woch.

Aus der Aufstellung geht hervor, daß ein Heranwachsen zu normalen Tieren um so seltener geschieht, je weniger alte Segmente vorhanden sind. Der extremste Fall in dieser Richtung kommt in der Tabelle allerdings nicht zum Ausdruck. Diesen bilden die Bruchstücke von 1—2 Segmenten, praktisch die kleinsten noch lebensfähigen Teile eines Wurmes. Hier waren niemals ganz normale Verhältnisse zu bemerken, stets besaß wenigstens eins der Regenerate, zuweilen sogar auch das zweite, atypische Gestalt. Allerdings konnten nicht mehr als acht solcher Teilstücke beobachtet werden. Es ist daher nicht ganz unwahrscheinlich, daß in seltenen Fällen auch vollständige Tiere zur Entwicklung gelangen. Müller (1908) gibt die Abbildungen von zwei derartigen Individuen. Indessen darf man mit Bestimmtheit annehmen, daß solche Fragmente immer den allerhöchsten Prozentsatz atypischer Regenerate aufweisen werden.

Es bleibt allerdings die Frage offen, ob sich die isolierten Segmente der hinteren Körperregionen ähnlich verhalten. Leider fehlten die genügenden Unterlagen, um dies zu prüfen, da ich mich aus rein praktischen Gründen mehr auf die vorderen Körperringe beschränken mußte. Das wenige Material scheint den Schluß zuzulassen, daß die Verhältnisse hier ähnlich liegen, d. h. kleinere Abschnitte zeigen mehr Neigung zum Ausbilden von atypischen Regeneraten als größere. Es konnte jedoch nicht einwandfrei festgestellt werden, ob die gesamten Prozentsätze für die atypischen Neubildungen in der hinteren Körperhälfte dieselbe Höhe haben wie in der vorderen, oder ob Verschiedenheiten bestehen.

Bei allen Versuchsserien überwogen die atypischen Kopfregenerate. Dabei gelangten sowohl einfache Mißbildungen als auch Doppelbildungen und Heteromorphosen zur Beobachtung. Die atypischen Schwanzregenerate dagegen traten sehr viel seltener in Erscheinung und waren bis auf einen Fall von Heteromorphose nur auf einfache Mißbildungen beschränkt.

a) Einfache Mißbildungen.

Die einfachen Mißbildungen am oralen Pol eines regenerierenden Teilstückes bestehen selten aus geringen Wundverschlüssen, wenn es sich um Segmente aus der vorderen Körperhälfte handelt. In den meisten Fällen wird zum mindesten versucht, die in Frage kommenden Organe auszubilden, wobei die Entwicklung dann auf allen nur möglichen Stufen stehen bleiben kann. Es gibt Regenerate, deren Bestandteile wohl sämtlich vorhanden schienen, aber zum Teil verlagert waren. Dann gelangten Tiere zur Beobachtung, welchen nur der Kopflappen fehlte, bei anderen wieder ist auch keine Mundöffnung ausgebildet, obwohl der Darm bis nahe an das Ektoderm heranzieht. In allen diesen Individuen war auf Schnitten ein anscheinend normales Gehirn zu erkennen, und erst bei geringerer Ausbildung des Kopfregenerats traten auch hier sichtbare Veränderungen auf. Diese bestanden in einer minimalen Ausdehnung des Oberschlundganglions, wobei Übergänge von annähernd typischer Form bis zu einem kleinen Ganglienknoten auf der Dorsalseite bemerkt werden konnten. Die zuletzt genannten Tiere lagen in der Regel wie noch nicht vollständig entwickelte Stadien bewegungslos da und rührten sich ebenso wie diese nur, wenn sie gereizt wurden.

Merkwürdigerweise kam es öfters vor, daß nicht ganz gut ausgebildete Kopflappen wieder reduziert wurden, selbst wenn sich solche Tiere 1—2 Wochen wie normale Würmer verhalten hatten. Es entstand dann die oben beschriebene Mißbildung ohne Prostomium. Vielleicht hängt diese Erscheinung indessen mit den schon erwähnten Degenerationsvorgängen zusammen, welche sich äußerlich durch starken Verbrauch des Chloragogens bemerkbar machten (vgl. Anhang).

Zu einer Aufnahme von Nahrung kam es in keinem der angeführten Fälle, selbst wenn die Abweichung von der Form eines typischen Regenerats scheinbar nur gering war.

Im Laufe dieser Untersuchungen konnte durch Zufall auch das zweimalige Regenerieren kleinster Teilstücke beobachtet werden, und zwar besonders deutlich bei einem Stückchen von 2—3 alten Segmenten, das aus der vorderen Körperhälfte stammte. Dieses wurde anfänglich mit noch vier anderen isoliert, welche jedoch innerhalb von 3 Tagen alle zugrunde gingen, so daß sich das genannte Teilstück während der ganzen Beobachtungszeit allein in dem Schälchen befand. Nach 12 Tagen hatte es ein atypisches Kopfregenerat und ein anscheinend normal gebautes Schwanzregenerat von ungefähr 9 Segmenten ausgebildet. 2 Tage später wurde der alte Teil ohne irgendeine Spur

der beiden neuen Kegel aufgefunden, und es ist daher nicht möglich anzugeben, wie sie in Verlust gerieten. Eine Täuschung, daß es sich etwa um ein anderes Individuum handeln könnte, ist ganz ausgeschlossen. Das Fragment zeigte ein gesundes Aussehen und bewegte sich auf Berührungen hin. Nach weiteren 6 Tagen sind beide Regenerate von neuem vorhanden; das Kopfregenerat ist auch hier atypisch, das aus 6 Segmenten bestehende Schwanzregenerat hat keine Afteröffnung. In diesem Zustand wurde das Tier konserviert (Abb. 1a—c).

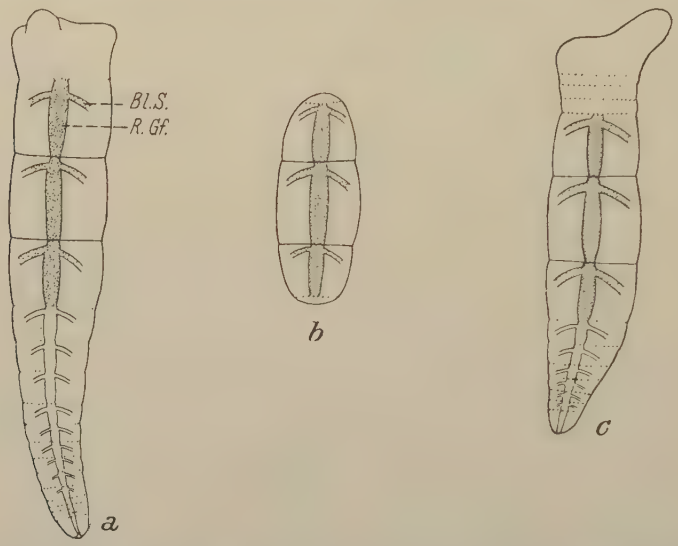


Abb. 1. a Ein dreisegmentiges Teilstück hat innerhalb von 12 Tagen ein atypisches Kopfregenerat und ein normales Schwanzregenerat ausgebildet. b Beide Kegel sind in Verlust geraten. c Nach weiteren 6 Tagen hat zum zweiten Male Regeneration eines atypischen Kopfes und eines normalen Schwanzes stattgefunden. Die Bedeutung der Abkürzungen ist aus dem Verzeichnis am Schluß der Arbeit zu ersehen.

Ein zweiter Fall ist besonders wichtig, weil es sich um einen Abschnitt von nur 1,5 alten Segmenten handelt, also um beinahe das kleinste Teilstück, was überhaupt lebensfähig ist. Dies war ebenso wie das vorige aus der vorderen Körperpartie isoliert worden. Im Gegensatz zu den meisten anderen Stücken von so geringer Größe erwies es sich als besonders blutreich und zeigte kräftige Bewegungen, was beides auf einen sehr guten Körperzustand hindeutete. Während der ganzen Beobachtungszeit war das Teilstück in einer kleinen Petrischale mit noch drei anderen zusammen, die jedoch sämtlich aus mehr Segmenten bestanden. Hierdurch konnte keine Verwechslung vorkommen. Das zur Rede stehende Fragment war unter der besonderen

Vorsichtsmaßregel isoliert worden, daß die eine Wundfläche 24 Stunden früher zur Verheilung gebracht werden konnte als die andere. Nach 2 Tagen ist jederseits neues Gewebe vorhanden. Im Vergleich mit den drei übrigen Stücken hat das genannte die größten Regenerationsknospen. Am aboralen Ende war bereits die Einsenkung zur Afteröffnung sichtbar. Nach 2 weiteren Tagen ist keine Spur mehr von beiden Kegeln zu bemerken, und das Teilstück verhält sich im Gegensatz zu vorher auffallend ruhig. Nach kurzer Zeit wuchsen jedoch wieder neue Regenerate aus, welche beide als Schwänze identifiziert werden konnten. Am Schluß lag also eine Heteromorphose vor, die durch Abb. 3 wiedergegeben wird.

Im Gegensatz zu den atypischen Regeneraten am oralen Pol entwickeln sich aborale Neubildungen sehr oft nur bis zu geringen Wundverschlüssen. Es scheint, als ob sich das Vorderende auf Kosten solcher Schwanzregenerate besonders rasch zu entwickeln vermag. Etwas längere Hinterenden von atypischer Gestalt gibt es sehr selten, wenn man das Fehlen der Afteröffnung nicht mit dazu rechnet. Hin und wieder kommt es indessen vor, daß ein Kegel 2—3 Segmente angelegt hat, aber nicht wie im Normalfall spitz zuläuft, sondern viereckig endet, so daß man diese Form unbedingt als atypisch bezeichnen muß.

b) Doppelbildungen.

Müller (1908) vermutet, daß Doppelbildungen des Vorderendes bei der europäischen Form von *Lumbriculus* sehr selten anzutreffen seien; diese Angabe kann ich nicht bestätigen. Bei meinen Untersuchungen hat sich hierin vielmehr Übereinstimmung mit den Befunden amerikanischer Autoren ergeben, welche nicht allzu selten in der Lage waren, Doppelbildungen am oralen Pol zu beobachten (Morgulis 1907; Hyman 1916). Es soll nochmals betont werden, daß es sich stets um zwei Kegel handelt, die nach einem Querschnitt auf gemeinsamer Basis ausgewachsen sind, obwohl man normalerweise auf die Entwicklung eines einfachen Regenerats rechnen darf.

In Abb. 2 ist ein kleines Teilstück (16. bis 18. Segment) wiedergegeben, welches deutlich zwei Köpfe besitzt. Die Gabelung fand hier ziemlich weit vorn im neuen Gewebe statt, doch braucht diese Lage in anderen Fällen durchaus nicht immer die gleiche zu sein (vgl. Morgulis). So besaß ein zweites Stückchen dieser Art nur einen doppelten Kopflappen, während ein drittes sich schon beinahe an der Ansatzstelle am alten Teil verzweigte. Bei dem zuletzt genannten Stück erwies sich nur ein Regenerat als deutliche Kopfbildung, in das andere zogen

zwar Ausläufer des Bauchmarks, Darmepithels und der Gefäße hinein, doch konnten weder charakteristische Anzeichen für ein Vorderende noch für eine Schwanzbildung sichergestellt werden.

c) Heteromorphosen.

Das Auftreten von Heteromorphosen war bei der Regeneration kleinster Teilstücke häufiger zu beobachten. Es kommen etwa auf 100 ein bis zehnsegmentige Abschnitte jedesmal vier bis fünf Heteromor-

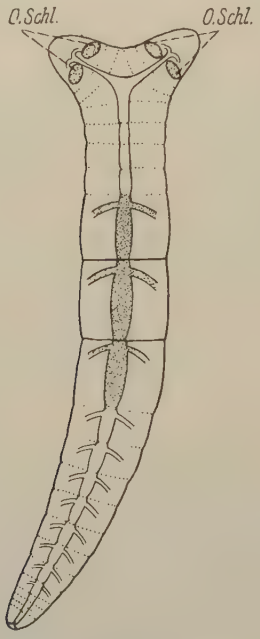


Abb. 2. Doppelbildung bei dem Kopfregenerat eines isolierten Teilstückes.

Abb. 3. Schwanzheteromorphose.

phosen (4—5%). In der Hauptsache handelt es sich hierbei um das Entstehen von heteromorphen Schwänzen am oralen Pol (Abb. 3), welche man deutlich an ihrem Habitus von eventuellen Kopfmißbildungen unterscheiden konnte. War auf Grund irgendeiner Anomalie ganz einwandfreie Identifizierung nicht möglich, so wurden solche Regenerate niemals zu den Heteromorphosen gerechnet. Unter allen Exemplaren ist nur einmal ein heteromorpher Kopf entstanden (Abb. 4). Dieser wuchs am aboralen Pol eines Stückchens von 4,5 alten Körperringen aus (9.—13. Segment eines großen Wurmes). Man könnte auf die Vermutung kommen, daß die ursprüngliche Körperregion dieser

Segmente dafür verantwortlich wäre, doch beweisen die Schwanzheteromorphosen das Gegenteil. Diese sind, bis auf zwei Ausnahmen sämtlich als Regenerate von Stückchen des vorderen Niveaus entstanden, teilweise schon in einem Bezirk vom 10. bis zum 20. Segment großer Tiere. Danach scheint die Körperregion nicht ausschlaggebend zu sein. Im Gegensatz dazu ist die Länge der regenerierenden Abschnitte ein sehr wichtiger Faktor, denn kein Stück mit einer heteromorphen Neubildung überschritt jemals die Zahl von fünf Körperringen. Durchschnittlich jedoch betrugen sie nicht mehr als drei alte Segmente. Die heteromorphen Schwänze besaßen niemals eine Afteröffnung, obwohl sie oft mehrere Wochen hindurch beobachtet wurden.

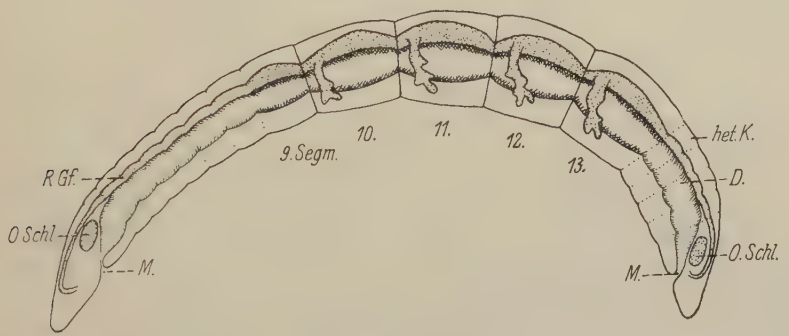


Abb. 4. Kopfheteromorphose.

Äußerlich schien in den ersten Tagen zwar manchmal Einsenkung der Körperoberfläche stattzufinden, aber es erfolgte keine Afterbildung, und die Einsenkung verschwand später.

Hyman (1916) hat gerade die Kopfmißbildungen kleiner Teilstücke dazu benutzt, um die Theorie der »Axial-Gradienten« zu stützen. Zweifellos besteht ein Differenzierungsgefälle im Körper von *Lumbriculus* derart, daß die Regenerationskraft von vorne nach hinten abnimmt. Auch für den Verbrauch an Sauerstoff oder die Widerstandsfähigkeit gegen verschiedene Salze (Hyman und Galigher 1921) kann eine kontinuierlich ab- oder ansteigende Reihe Geltung haben. Indessen scheint Vorsicht geboten, aus den Regenerationserscheinungen an kleinen Teilstücken axiale Unterschiede betreffs der Tendenz von Kopf- oder Schwanzbildung abzuleiten, wie es Hyman tut. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sich Abstufungen in dieser Richtung feststellen lassen können, doch ist die Methode von Hyman dadurch fehlerhaft, daß der Segmentzahl der regenerierenden Stücke zu wenig Be-

achtung geschenkt wird. Wie meine Befunde zeigen, sind sämtliche Erscheinungen, welche dort als axiale Unterschiede angeführt werden, »allmähliche Abnahme der Ausbildung von normalen Köpfen, Auftreten von Heteromorphosen usw.« in der vorderen Körperregion allein schon feststellbar. Zu diesem Zweck muß nur das Verhalten von etwas längeren Abschnitten (beispielsweise 5—10 Segmente) mit dem noch kürzerer verglichen werden. Auf diese Weise findet man, daß Absinken der Segmentzahl eine prozentuale Erhöhung aller Kriterien zur Folge hat, welche Hyman lediglich für die Bestimmung der Axialgradienten in Anspruch nimmt.

Eine Determination sich entwickelnder Regenerate muß demnach noch von anderen Faktoren abhängig sein. Im zweiten Teil dieser Arbeit wurde daher versucht, mit weiteren Experimenten der Lösung dieser Frage näherzukommen.

B. Untersuchungen an experimentell erzeugten überzähligen Regeneraten größerer Teilstücke.

1. Versuchsanordnungen und Bau der überzähligen Regenerate.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, gelang es mir, die Bildung überzähliger Regenerate an der Längsachse von größeren Wurmstücken hervorzurufen und genauer zu studieren.

Doppelbildungen von Kopf und Schwanz sind speziell für *Lumbriculus* in der Literatur schon mehrfach erwähnt worden. Man hat sie freilebend gefunden oder auch experimentell erzeugen können, doch handelt es sich wohl meistens um zwei Regenerate, die sich auf derselben Basis gleichzeitig entwickeln — etwa wie es in Teil I bei den Doppelbildungen isolierter Segmente der Fall war — und nicht um das nachträgliche Auftreten eines Nebenregenerats an einem Hauptstamm. In manchen Fällen wird man die Entstehungsweise nicht mehr feststellen können, z. B. bei dem doppelschwänzigen Wurm, den Cori (1893) als Naturfund beschrieb. Nimmt man hier eine postembryonale Bildung durch Verletzung an, so ist es möglich, daß die Hinterenden sowohl gleichzeitig als auch nacheinander herangewachsen sind. Anders verhält es sich bei einem Wurm mit zwei Vorderenden, den v. Haffner freilebend auffand. Hier kann es sich nicht um eine Entwicklung nebeneinander handeln, denn das eine Vorderende setzt sich aus zu vielen Segmenten zusammen, um als Kopfregenerat mit dem andern auf gemeinsamer Basis entstanden zu sein.

Müller (1908) beobachtete bei seinen Experimenten die nachträgliche Bildung eines zweiten seitlichen Hinterendes an einem längeren Schwanzregene-

rat. Er führt dies auf eine laterale Verwundung zurück, ohne jedoch nähere Angaben darüber zu machen. Seitliche Köpfe wurden auf künstlichem Wege zum erstenmal von K. v. Haffner (1928a) hervorgerufen. Er brachte einen einmaligen keilförmigen Einschnitt lateral am Wurmkörper an und verletzte nach Möglichkeit Bauchmark, Darm und Rückengefäß zu gleicher Zeit. Auf diese Weise entstand bei 200 Versuchstieren fünfmal ein irreguläres Kopfregenerat. Auch meine Methode beruht im wesentlichen auf seitlichen Einschnitten, jedoch sind dazu fast immer zwei Operationen nötig gewesen.

Skizze 5a zeigt ein Stück aus einem normalen Wurmkörper von der Ventralseite. Dort wird Schnitt I in der angegebenen Weise ausgeführt.

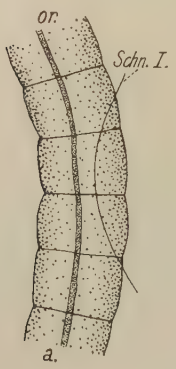
Skizze 5b zeigt, wie Schnitt I im Querschnitt durch ein Tier etwa verläuft.

Zu erwähnen ist hierbei noch, daß eine genaue Orientierung des Schnittes durch die von Ratzel (1868) zuerst beschriebenen weißen »Sinnesorgane« sehr erleichtert wurde, die auch nach meinen Beobachtungen auf der Ventralseite des Wurmes und dort lediglich in der Ausdehnung des Bauchmarks anzutreffen sind. Man sieht die weißlichen Flecke bei einigermaßen dunkel gefärbten Teilen vollkommen deutlich. Nur bei ganz hellen Regeneraten macht der Nachweis Schwierigkeiten, jedoch ist hier das Bauchmark selbst vielfach als wasserheller Strang sichtbar, so daß man dann gewöhnlich ohne das Hilfsmittel auszukommen vermag.

Eine Trennung findet nach Schnitt I nicht sehr oft statt, denn dieser ist zwar lang und reicht unter Umständen durch 4 oder noch mehr Segmente, geht aber nicht tief, sondern verletzt in der Hauptsache nur den Hautmuskelschlauch. Die Gewebebrücke zwischen den unverletzten Stücken bleibt dadurch zu stark, um bei heftigen Bewegungen auf mechanische Weise zerrissen zu werden. Andererseits scheint die Muskulatur zu einem allmählichen Durchschnüren an den getroffenen Stellen nicht mehr funktionsfähig genug zu sein. Hinzu käme vielleicht, daß die Tiere in der ersten Zeit nach der Narkose noch nicht über ihre vollen Kräfte verfügen. Die Wunde wird nun möglichst rasch in der Weise geschlossen, daß der Körper des Tieres zum Schluß einen Winkel bildet, wie es Abb. 6 zeigt. Je größer das herausgeschnittene Stück ist, um so stärker wird der Grad der Krümmung sein, den der Wurmkörper erfährt. Bei den angewandten flachen Schnitten hängt dies im wesentlichen von ihrer Ausdehnung in der Längsrichtung ab, d. h. je mehr Segmente durch Schnitt I (Abb. 5a und b) verletzt werden, um so stärker ist die Ablenkung aus der ursprünglichen Lage, um so spitzer also der Winkel, in welchem die beiden Körperabschnitte zueinander stehen bleiben. Wurden solche Tiere von nun an sich selbst überlassen, so nahm eine Geraderegulierung geraume Zeit in Anspruch, woraus man wohl den Schluß ziehen darf, daß gleich im Anfang starke Vernarbung und Verwachsung stattfinden, die erst ganz langsam wieder ausgeglichen werden können. Natürlich dauerte ein Geraderichten um so länger, je mehr Gewebe ergänzt werden mußte.

Für gewöhnlich erfolgte einen Tag nach dem ersten Schnitt ein zweiter, wie es in Abb. 7 angegeben wird. Man darf mit großer Sicherheit annehmen, daß man damit neben dem Zentralnervensystem auch den Darm und das Rückengefäß trifft, eine wichtige Bedingung v. Haffners. Durch die Winkelstellung des Körpers werden diese Organe nicht nur angeschnitten, sondern sogar große Stücke daraus entfernt. Dies gilt ganz besonders für das Bauchmark, das bei v. Haffner nicht völlig durchtrennt wird, weil sonst ausnahmslos Autotomie eintrat. Bei meinen Versuchen kommt es nach der zweiten Operation zwar

auch häufiger vor, daß die Wurmstücke getrennt aufgefunden werden, da meistens ein tieferer Einschnitt gemacht werden mußte als beim erstenmal. Aber die Brücke zwischen den Komponenten, welche größtenteils aus dem festen Narbengewebe der Schnittstelle I besteht, hält auch in recht vielen Fällen stand.



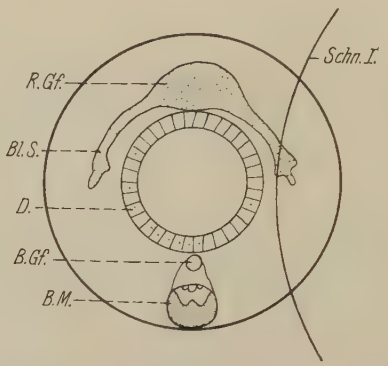


Abb. 5a und b.

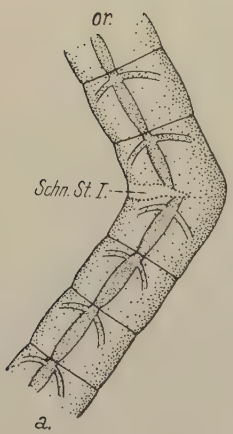


Abb. 6.

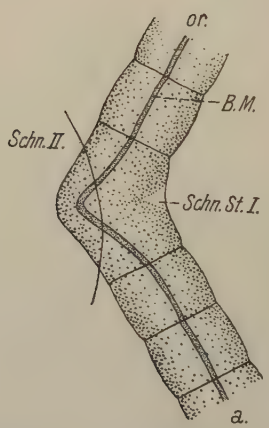


Abb. 7.

Abb. 5–7. Schnittführung zur Erzeugung von überzähligen lateralen Regeneraten am Körper größerer Wurmstücke. Abb. 5a. Verlauf des ersten Schnittes von der Ventralseite gesehen. Abb. 5b. Verlauf des ersten Schnittes im Querschnittbild. Abb. 6. Das Resultat des ersten Schnittes ist eine Winkelstellung des Wurmkörpers (Dorsalansicht). Abb. 7. Ventralansicht von Abb. 6. Verlauf des zweiten Schnittes.

Durch die geschilderten Verluste oder eine nicht ganz richtige Schnittführung, die in den einzelnen Fällen untereinander ja niemals vollständig übereinstimmend zu gestalten ist, kann man nur bei 20—25% aller Versuche auf positiven Erfolg rechnen. Doch stellt dies gegen 2,5% v. HAFFNERS schon einen wesentlichen Fortschritt dar.

Es war bei meinen Experimenten im Prinzip auch nicht nötig, daß der alte Kopf entfernt wurde. Dennoch geschah es öfters aus äußeren Gründen, beispielsweise um für einige Zeit jede Nahrungsaufnahme zu verhüten, oder um ein Stilliegen der operierten Tiere zu erzielen, die sich ohne den Kopfabschnitt bis zur Ausbildung eines neuen Vorderendes weit ruhiger verhalten als sonst.

Die ersten wulstartigen Erhebungen irregulärer Regenerate treten stets auf der Ventralseite der Komponenten, also in der Region des Bauchmarks, auf. Der größte Teil liegt beim ersten Sichtbarwerden ventro-lateral und wächst in der Folgezeit seitlich aus, so daß man solche Neubildungen als Regenerate in der Frontalebene des alten Wurmkörpers bezeichnen kann. Sie entstehen bei einer Operationsmethode, welche zum mindesten annähernd die gleiche ist wie die vor-

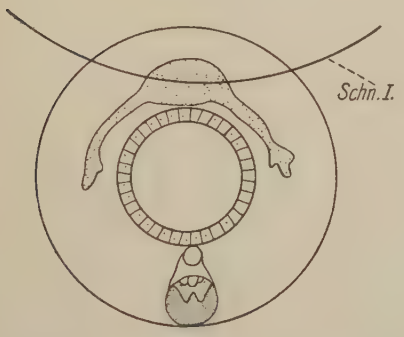


Abb. 8.

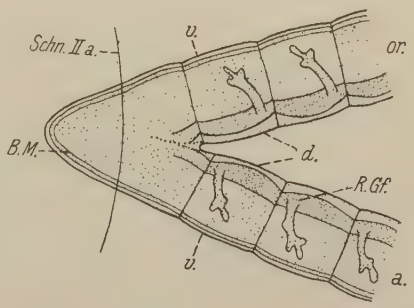


Abb. 9.

Abb. 8 und 9. Schnittführung zur Erzeugung von überzähligen Regeneraten an der Ventralseite größerer Wurmstücke. Abb. 8. Schnitt 1 im Querschnittbild. Abb. 9. Winkelstellung des Körpers, bedingt durch den ersten Schnitt und Verlauf des zweiten Schnittes.

her beschriebene. Nur ein geringer Teil aller Kegel blieb stets in der Sagittalebene. Wahrscheinlich beruht dies auf einer etwas abweichenden Art der Schnittführung, welche kurz noch beschrieben werden soll.

Während nämlich Schnitt I in den meisten Fällen lateral verlief (siehe Abb. 5a und 5b), wurde er hier durch Zufall dorsal geführt (Abb. 8). Die Folge davon ist, daß das Rückenblutgefäß beim Schließen der Wunde ganz auf die Innenseite, das Bauchmark ganz auf die Außenseite des entstehenden Winkels zu liegen kam (Abb. 9).

In den vorliegenden Fällen hatte Schnitt I außerdem eine recht beträchtliche Länge, wodurch jedesmal ein Verwachsen der Komponenten in ziemlich spitzem Winkel bedingt wurde. — Wird nun der zweite Schnitt ausgeführt, der, wie üblich, die Außenseite des Winkels entfernt (Abb. 9, Schnitt IIa), so bleiben die dadurch hervorgerufenen Regenerate ständig in der Sagittalebene. Die Abzweigungen müssen durch die eben angegebene Orientierung stets auf der Ventralseite der Würmer auswachsen, da die Ausbildung der irregulären Kegel auf der Seite erfolgt, an welcher Schnitt II angebracht wurde.

Natürlich ist nun auch der sehr wichtige Versuch gemacht worden, ob irreguläre Regenerate auch auf der Dorsalseite entstehen können. Zu diesem Zweck wurde Schnitt I genau auf der Bauchseite geführt, also gerade umgekehrt als bei Abb. 8, wo er dorsal verläuft. Durch diese Versuchsanordnung muß das Bauchmark auf der Innenseite des Winkels und das Rückengefäß außen liegen. Es wäre dann durch Schnitt II theoretisch die Möglichkeit gegeben, Regenerate auf der Dorsalseite zu erzeugen. Jedoch ist diese Versuchsanordnung niemals von Erfolg begleitet gewesen.

Bevor ich zu meinen Experimenten komme, soll ein Naturfund beschrieben werden, den ich erst am Schluß meiner Untersuchungen zu Gesicht bekam (Abb. 10). Es handelt sich um einen ganz besonders

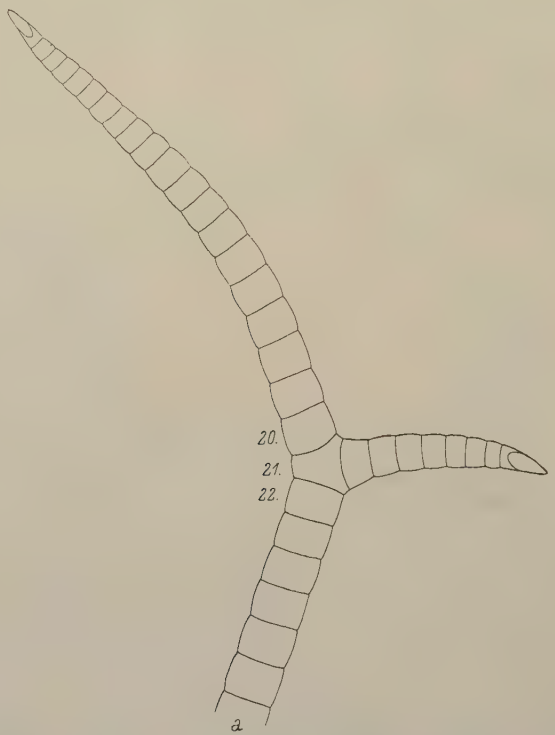


Abb. 10. Ein Wurm mit einem zweiten seitlichen Kopf im 21. Segment. Naturfund.

langen Wurm von 7—8 cm mit einem seitlichen Vorderende, welches im 21. Segment entsprang und gleichfalls ungewöhnlich kräftig entwickelt war. Jedoch setzte es sich, wie ein gewöhnliches Regenerat, nur aus dem Kopfabschnitt und den acht anders gestalteten Körperringen zusammen. Es leistete dem führenden Kopf oft energischen Widerstand, wurde aber beim Kriechen fast immer mit fortgezogen.

Beide Vorderenden trugen die charakteristische getigerte Streifung in den ersten Segmenten, woraus man mit Sicherheit schließen kann, daß sie schon vor längerer Zeit ausgebildet worden sind. Schnitte ergaben einen regulären Bau des seitlichen Kopfes und einen Zusammenhang der inneren Organe mit dem übrigen Körper. Die Art dieser Verbindung ist nicht anders als bei künstlich erzeugten seitlichen Einzelregeneraten und wird daher erst dort ausführlicher beschrieben.

Darminhalt fand sich in beiden Teilen vor der Gabelungsstelle und außerdem in dem gemeinsamen Schwanz. Der Darm war also für die aufgenommene Nahrung überall ungehindert passierbar.

Die Entstehungsart des zweiten Kopfes ist natürlich nicht mehr festzustellen; doch nehme ich an, daß es sich hier um eine postembryonale Bildung handelt aus denselben Gründen, wie es v. Haffner für das von ihm gefundene Exemplar tut, selbst wenn beide Köpfe meines Fundes nicht wie bei dem seinen aus neuerem Gewebe bestanden.

Bleibt man bei der Annahme einer postembryonalen Bildung, so kommt ein gemeinsames Auswachsen beider Köpfe nach vorangegangener Durchschnürung wegen der Länge des einen Vorderteils nicht in Frage, daher kann es sich nur um eine seitliche Verletzung handeln. Fragt man sich, wie diese etwa beschaffen war, so muß man annehmen, daß es sich um eine nicht allzu tiefe Wunde gehandelt hat, andernfalls wäre mit großer Wahrscheinlichkeit Autotomie eingetreten. Die Gelegenheiten zu leichteren Beschädigungen sind in der freien Natur nicht so selten, denn man findet in frischem Material öfters einmal Tiere, welche an irgendeiner Stelle durch Unregelmäßigkeiten in Bau und Färbung noch deutliche Spuren früherer Verletzungen erkennen lassen. Deshalb kommt dem Beobachter unwillkürlich der Gedanke, weshalb seitliche Regenerate bei freilebenden Tieren kaum gefunden werden, obwohl sie verhältnismäßig leicht experimentell zu erzeugen sind. Ungünstige Lebensbedingungen können dabei wohl zum Teil in Betracht kommen, doch zeigt gerade der Habitus der wenigen Naturfunde, daß diese Tiere draußen recht gute Existenzmöglichkeiten hatten. Es muß sich daher noch um einen anderen Reiz handeln, der nur in verschwindend wenigen Fällen durch die Verletzung ausgelöst wurde, und welcher allein die Bildung irregulärer Regenerate bedingt. Fehlt dieser Reiz, so bleiben nicht zu große Beschädigungen belanglos, und es tritt lediglich Wundheilung und Regulation ein. Aus den Beobachtungen bei meinen Experimenten glaube ich nun annehmen zu dürfen, daß ein solcher Reiz von freien Enden des Bauchmarks ausgeht, die nicht die Gelegenheit hatten, nach einer Verwundung umgehend

wieder zusammenzuwachsen. Kopf- wie Schwanzteil müssen daher zum mindesten in der ersten Zeit suchen, die ihnen fehlenden Organe von sich aus zu ergänzen. Diese Bedingung wird selbstverständlich durch eigens darauf gerichtete künstliche Eingriffe weit eher erfüllt als durch zufällige Verwundungen in der freien Natur. Ehe die Gründe für eine solche Annahme aber näher erläutert werden können, sollen alle Arten der überzähligen Neubildungen zur Beschreibung gelangen, welche im Laufe meiner Untersuchungen auftraten. Die Gesetzmäßigkeiten, denen sie unterliegen, werden, soweit sie erkannt werden konnten, dabei angegeben werden.

a) Irreguläre Regenerate in der Frontalebene.

Die irregulären Regenerate können äußerlich als Einzel- und als Doppelanlage sichtbar werden (Abb. 11 und 12). Während laterale Einzelkegel durch frühere Arbeiten schon bekannt geworden sind,

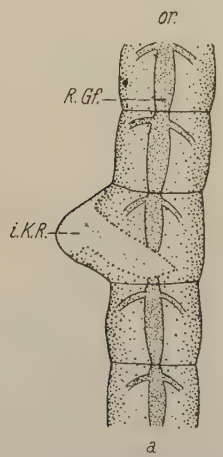


Abb. 11. Erste Anlage eines lateralen Einzelkegels.

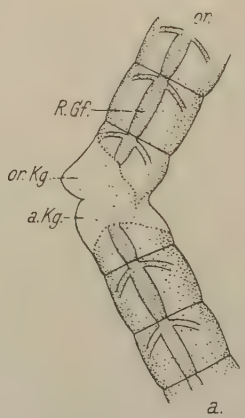


Abb. 12. Erste Anlage eines lateralen Doppelkegels.

stellt das seitliche Auftreten zweier Regenerationsknospen etwas ganz Neues dar. Gerade diese aber sind ein wichtiges Bindeglied zum Verständnis der Einzelbildungen und sollen deshalb zuerst beschrieben werden.

aa) Doppelanlagen.

Gelangen beide Regenerationskegel vollständig zur Entwicklung so wird aus dem oralen (*or.Kg*) immer ein Schwanz, aus dem aboralen (*a.Kg*) ein Kopf. Die Identifizierung von oralen und aboralen Regeneraten erfolgte in der üblichen Weise, die von vielen Autoren schon

angegeben wurde. Ein Kopfregenerat besteht nur aus der beschränkten Anzahl von acht Körperringen neben dem eigentlichen Kopfabschnitt. Dieser trägt vorne das Prostomium, besitzt ein Oberschlundganglion und eine Mundöffnung. Alle Segmente haben ferner die Eigentümlichkeit, daß ihnen die Nephridien und die kontraktilen Blindsäcke des Dorsalgefäßes fehlen. Das Blut fließt von dem am meisten aboral gelegenen Körperring zum eigentlichen Kopfsegment. Ein Schwanz-

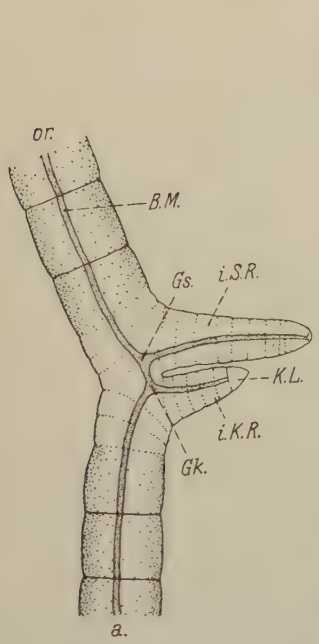


Abb. 13

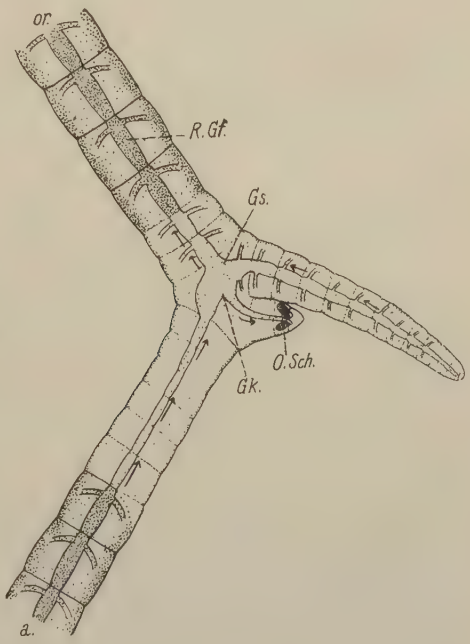


Abb. 14.

Abb. 13 und 14. Vollständig entwickelte seitliche Doppelanlagen. Abb. 13. Ventralansicht. Abb. 14. Dorsalansicht. Die Pfeile zeigen die Strömungsrichtung des Blutes im Rückengefäß an. (Erklärung der Abkürzungen siehe Verzeichnis am Schluß der Arbeit.)

regenerat besteht dagegen niemals aus einer konstanten Anzahl von Segmenten. Es hat im Normalfall eine Afteröffnung, außerdem sind in jedem Segment sowohl Nephridien als auch kontraktile Seitenschlingen des Dorsalgefäßes vorhanden. Auch hier fließt das Blut von hinten (der Afterregion) nach vorn. Offensichtich stellen beide Seitenzweige einer Doppelanlage die entsprechende Fortsetzung des Vorder- bzw. Hinterendes dar. Abb. 13 ist ein Stadium desselben Wurmes von Abb. 12 sechs Tage später. Abb. 14 zeigt ganz ähnliche Verhältnisse bei einem anderen noch etwas älteren Tier. Im Grunde sind jedesmal zwei

vollständige Individuen entstanden, bei welchen jedoch alle Organsysteme, die sich in der Längsrichtung durch den Körper erstrecken, miteinander in Verbindung stehen.

Für das Bauchmark sind deutlich zwei Gabelstellen vorhanden (Abb. 13), ebenso läßt sich dasselbe für das Bauchgefäß feststellen. Beim Darm wie dem Dorsalgefäß treten diese Verhältnisse nicht so klar zutage, weil das Stück zwischen den beiden Gabelstellen sehr viel größere Ausdehnung in der Breite besitzt, als es gewöhnlich bei den genannten Organen der Fall ist. Die Verzweigungsstelle des Gefäßes gleicht deshalb eher einem großen Bulbus, von dem vier Arme nach den verschiedenen Richtungen abgehen (Abb. 14). Etwas Ähnliches ist beim Darmsystem zu bemerken; besonders wenn sich die aufgenommene Nahrung an dem gemeinsamen Treffpunkt der vier Zweige staut, wird dieser Teil sackartig ausgedehnt, so daß er beinahe die ganze Leibeshöhle ausfüllt. Solche Nahrungsansammlung kommt häufiger vor. Selbst wenn die einzelnen Darmabschnitte wie in den vorliegenden Fällen ohne Scheidewände zusammenhängen, und sich auch keine Epithelwucherungen in die Lumina hinein erstrecken, kann der Darminhalt die Verwachsungsstelle vielfach nicht passieren.

Die Orte, an denen die einzelnen Organe desselben Tieres zusammengetroffen sind, liegen alle ungefähr auf gleicher Höhe, und zwar stets innerhalb der Regenerate, niemals auf der Grenze zwischen diesen und dem alten Gewebe. Es muß deshalb ein Teil der Neubildungen zum mindesten in der Anlage schon vorhanden gewesen sein, als die inneren Organsysteme sich miteinander vereinigten. Dies ist von besonderer Wichtigkeit, denn hierdurch wird die Auffassung gestützt, daß bei der angegebenen Schnittführung eine Verwachsung der Komponenten in der Richtung des ehemaligen Hauptstammes erst sekundär möglich ist. Zu Beginn dagegen suchen Kopf- und Schwanzende, unabhängig voneinander, die ihnen fehlenden Teile zu regenerieren. Doch sind sie anscheinend mit verschieden großer Intensität ausgewachsen, was besonders bei dem Tier von Abb. 14 deutlich wird, dessen aborale Komponente bis zum Gabelungspunkt sehr viel mehr Segmente anlegen konnte als die orale. Das Längenverhältnis der Komponenten betrug in beiden Versuchen: oraler Abschnitt : aboralen = 1 : 2.

Obwohl die geschilderten Versuchstiere in vielen Punkten übereinstimmen, ist doch ein wichtiger Unterschied zu bemerken. Die Verzweigungen der Organe in den irregulären Schwänzen (*Gs*) haben an-

nähernd die gleiche Lage in ihrer Entfernung von der Ansatzstelle des Regenerats; anders verhält es sich dagegen bei den irregulären Vorderenden. Sie weisen zwar beide die normale Anzahl von 8 Segmenten außer dem Kopf auf, doch ragt dieser in einem Fall mit vier bis fünf Körperringen (Abb. 13), im andern mit nur ein bis zwei seitlich heraus (Abb. 14), während die übrigen Teile des Regenerats zum alten Hauptstamm zu gehören scheinen. Entsprechend diesen Verhältnissen liegt die Gabelstelle (*Gk*) einmal im 6. und einmal im 2. Segment des Kopfregenerats. Hieraus kann man wohl mit Recht schließen, daß die sekundäre Vereinigung der Komponenten in verschiedenen Zeiten nach der Operation zustande gekommen ist. Am spätesten muß sie bei Nr. 14 erfolgt sein, weil hier die meisten Segmente vom alten Schwanzende aus angelegt werden konnten, ehe die Verbindung mit dem oralen Teilstück stattfand.

Die vollständige Ausbildung beider Regenerate ist nun außerordentlich selten. Unter meinen Versuchen war sie nur zweimal zu beobachten. Bei einem dritten Tier wurde die Entwicklung des irregulären Schwanzes gestört, als dieser schon über eine beträchtliche Anzahl von Segmenten verfügte. Er erschien zum Schluß in Rückbildung begriffen und war übermäßig stark mit Blut angefüllt. Der Wurm ging nach einiger Zeit zugrunde, wobei die Gegend um das irreguläre Schwanzregenerat zuerst zerfiel. Es konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, wodurch die Hemmung im Wachstum hervorgerufen wurde.

Eine Doppelanlage scheint sich nur dann vollständig zu entwickeln, wenn die Regenerationsfelder nicht allzu nahe beieinander liegen. Sonst machen sich schon in frühen Stadien störende Einflüsse geltend, die dazu führen, daß ein Kegel die Oberhand gewinnt, während der andere teilweise oder auch ganz unterdrückt wird. Es ist denkbar, daß zu frühe Vereinigung der Bauchmarkenden eine ausschlaggebende Rolle dabei spielt. Um so mehr als eben festgestellt werden konnte, daß die alten Teile in den verschiedenen Fällen durchaus nicht immer die gleiche Zeit brauchen, um die Verbindung zwischen ihren Organen herzustellen.

Merkwürdigerweise waren für gewöhnlich die Köpfe benachteiligt, und nur einmal hat sich ein Vorderende auf Kosten des Schwanzregenerats entwickelt. Dies geschah bei einer Doppelanlage in der hinteren Körperhälfte, etwa im 71. absoluten Segment. Die orale Komponente betrug 20 Segmente (1 cm), die aborale setzte sich aus 105 immer kleiner werdenden Körperringen (2,5 cm) zusammen. Erwähnt sei, daß die Komponenten zum Vergleich ihrer Längen am besten in Zentimetern oder

Bruchteilen davon gemessen werden. Die Angabe der Segmentzahlen ist insofern ungenau, als die Größe der einzelnen Körperringe nach hinten zu abnimmt, und Stücke von gleicher Segmentzahl unter Umständen

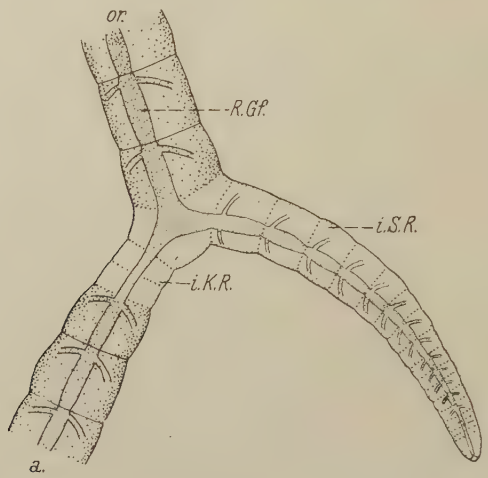


Abb. 15.

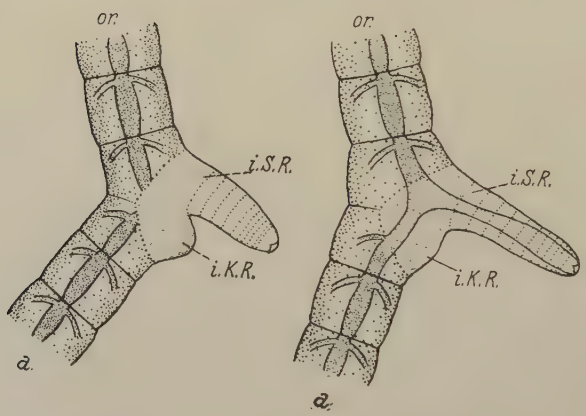


Abb. 16a. Abb. 16b.

Erklärung der Abb. 15, 16a und b auf S. 261.

über verschiedene Ausdehnung verfügen können oder umgekehrt Stücke von verschiedener Segmentzahl über die gleiche Länge.

Bei den genannten Vorgängen scheint es im Gegensatz zur Entstehung der später beschriebenen Einzelkegel nicht ausschließlich auf das Längenverhältnis der beiden regenerierenden Komponenten anzukommen, denn es finden sich unter meinen Versuchen zwei Beispiele

dafür, daß das Schwanzregenerat die bevorzugte Stellung einnahm, obgleich es zur kürzeren Komponente gehörte. Allerdings hörte sein Wachstum beide Male nach der Anlage nur weniger Segmente auf, ohne daß eine Afteröffnung sichtbar geworden wäre, während alle übrigen Tiere dieser Art normale Schwänze besaßen.

Wird nun die Entwicklung einer Knospe zugunsten der andern eingestellt, so kann dies auf zwei Arten geschehen. Bei Typus A bleibt der Kegel als Regenerat immer deutlich erkennbar (Abb. 15), bei Typus B dagegen wird er vollständig reduziert, und am Schluß liegt

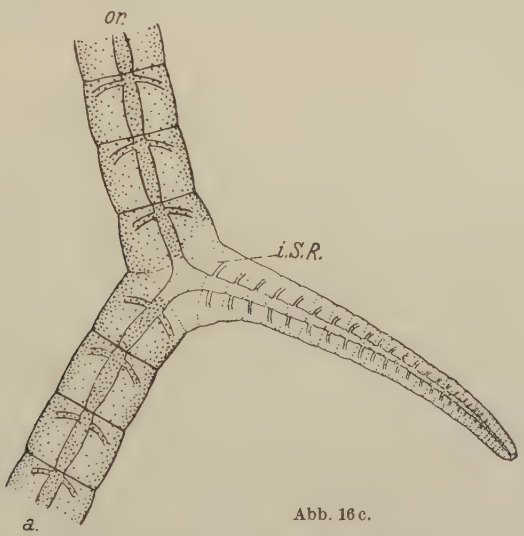


Abb. 16c.

Abb. 15 und 16. Das Kopfregenerat einer seitlichen Doppelanlage ist zugunsten des Schwanzes unterdrückt worden. Abb. 15. Rudimente des Kopfregenerats bleiben immer erkennbar. Abb. 16a—c. Vollständige Reduktion einer Kopfanlage.

ein Tier vor, dessen seitliches Regenerat von Beginn an als Einzelanlage entstanden zu sein scheint (Abb. 16a—c). Schnitte durch derartige Individuen zeigten ein verschiedenes Verhalten des Zentralnervensystems.

Tier I.

Es handelt sich um eins der schon vorher erwähnten Tiere, dessen Schwanzregenerat auf Kosten des Kopfregenerats ausgebildet wurde, obwohl die vordere Komponente kürzer war als die hintere. Das Längenverhältnis zwischen den alten Teilen betrug 1 : 2 (14 Segm. : 31 Segm. oder 0,7 cm : 1,5 cm).

Das Zentralnervensystem zeigt im vorliegenden Fall noch die typischen Gabelungsstellen der Doppelregenerate, doch ist der Strang,

welcher zum unterdrückten Kopf hinführen sollte, nur minimal ausgebildet. Er endet nach einer ganz kleinen Strecke blind im anliegenden Gewebe. Das Schwanzregenerat hat sich allerdings auch nicht vollkommen entwickeln können. Anscheinend übten die beiden Regenerationszentren gegenseitig Störungen aufeinander aus.

Die Darmsysteme kommunizieren zwar miteinander, aber sie stehen in der Nähe der vorderen Komponente nur durch einen ganz engen Spalt in Verbindung, denn die Epithelien sind hier nicht glatt zusammengewachsen, sondern wuchern teilweise noch stark in das Lumen hinein. Eine größere Menge fester Nahrungspartikelchen hätte diese Stelle wohl kaum passieren können.

Tier II.

Ein anderes Verhalten zeigte das Tier von Abb. 15. Äußerlich unterscheidet sich der irreguläre Teil nicht zu sehr von dem vorhergehend geschilderten. Das Kopfregenerat ist auch hier unterdrückt worden, doch als solches immer noch deutlich zu erkennen: das Schwanzregenerat hat dagegen eine vollkommen normale Ausbildung erfahren. Allerdings war die orale Komponente, deren Fortsetzung es darstellt, bei diesem Wurm länger als die aborale. Auf den Schnittserien ergab sich nun ein wichtiger Unterschied gegenüber dem erstgenannten Tier, denn es ist, wie bei echten Einzelregeneraten, nur eine Gabelungsstelle des Bauchmarks vorhanden. Dadurch wird der Übergang von Doppel- zu Einzelkegeln besonders gut hergestellt.

Die Darmepithelien waren auch hier nicht glatt verwachsen, nur lagen die Wucherungen nicht nahe an dem alten Vorderende, sondern direkt an der Vereinigungsstelle zwischen irregulärem Schwanz und unterdrücktem Kopfregenerat.

Die eben beschriebenen Würmer gehören beide zu Typus A. Von B sind keine Schnitte angefertigt worden, aber es war äußerlich meistens zu erkennen, daß diese wie bei Fall II nur eine Gabelungsstelle des Bauchmarks besaßen. Ob das Darmlumen in besonderen Fällen durch Gewebevorsprünge verengt war, ist nicht sichergestellt. Es kamen zwar Stauungen der aufgenommenen Nahrung in der Verzweigungsgegend vor, indessen ist das kein einwandfreies Kriterium.

bb) Einzelanlagen.

Da die mannigfachsten Zwischenstufen von Doppel- zu Einzelregeneraten beobachtet werden, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese die am meisten abgeleitete Gruppe darstellen. Es scheint

sich auch hier ein gewisser Kampf um die Vorherrschaft abzuspielen, doch ist nur das Endergebnis äußerlich wahrnehmbar, der Vorgang selbst findet im Innern der Tiere statt. Anders ist die Tatsache kaum zu deuten, daß der entstehende Einzelkegel immer den Charakter eines Ergänzungsstückes zur längeren Komponente trägt. Man muß daher annehmen, diese sei in irgendeiner Weise die überlegenere, so daß die zu ihr gehörende Ergänzung jeweils in Erscheinung tritt. Vielleicht beruht dies darauf, daß die größere Komponente rascher auswächst als die kleinere. Das ergibt sich direkt bei einem Vergleich verschieden langer Stücke, wo die erste Anlage einer Neubildung bei einer größeren Anzahl von Segmenten in kürzerer Zeit sichtbar wird, als wenn nur wenige Körperringe fehlende Teile ersetzen müssen. Bonnet und v. Wagner machen ähnliche Angaben. Außerdem scheint die Lage der Gabelstellen bei vollständigen irregulären Doppelregeneraten indirekt darauf hinzudeuten, daß die längere Komponente sich wenigstens in den ersten Stadien des Wachstums im Vorteil befand (vgl. S. 258).

Wird also ein einzelner seitlicher Kegel bei einem operierten Tier gerade eben sichtbar, so erweist er sich mit absoluter Sicherheit als Kopf, wenn der Schwanzteil des Hauptstammes länger ist als das Kopfende. Ebenso kann man mit Bestimmtheit darauf rechnen, daß dieser Kegel ein Schwanz ist, wenn die vordere Komponente die andere an Länge übertrifft. Wenn es daher für besondere Zwecke galt, irreguläre Einzelregenerate von bestimmtem Charakter zu erhalten, so wurde die Versuchsanordnung dementsprechend variiert, und niemals hat sich eine Abweichung von der Norm ergeben.

Tabelle 5 soll diese Verhältnisse noch einmal erläutern. Es sind mit Absicht nur Wurmstücke der vorderen Körperregion (etwa bis zum 50. Segment) dazu verwandt worden. Diese bestanden stets aus ziemlich ausgewachsenen Körperringen, da die ganzen Tiere durchschnittlich 4—5 cm lang waren.

Man sieht, daß neben einer gewissen Anzahl von Doppelanlagen auch immer Einzelkegel entstehen, die ohne Ausnahme, entsprechend den vorher erwähnten Bedingungen, zu Köpfen oder Schwänzen geworden sind.

Eine Gesetzmäßigkeit im Auftreten von zwei Knospen oder einer einzelnen liegt nicht in der Länge der Komponenten begründet, was wohl am besten bei Abteilung C zum Ausdruck kommt, wo die Doppelkegel innerhalb des Grenzbereichs der Einzelkegel entstehen. Daher ist die Erklärung durch eine größere oder geringere Bauchmarklücke hier wohl ebenso statthaft wie bei den einzelnen Arten der Doppelregenerate untereinander.

Tabelle 5.

	Anzahl der Versuche	Davon entstanden als Doppelanlage	Davon entstanden als Einzelanlage = Kopf-Reg.	Davon entstanden als Einzelanlage = Schw.-Reg.	Längenverhältnis $\left(\frac{\text{orale Komp.}}{\text{aborale Komp.}}\right)$ bei Einzelkegeln	Längenverhältnis $\left(\frac{\text{orale Komp.}}{\text{aborale Komp.}}\right)$ bei Doppelkegeln
Abteilung A: Komponenten von gleicher Länge (1:1)	6	4	1	1	beim Kopfregenerat (orale Komp.: aborale K.) = 1:1 beim Schwanzregenerat = 1,2:1	1:1
Abteilung B: vordere Komponente = kürzer	10	3	7	—	Grenzfälle 1:4 1:5	Grenzfälle 1:2 1:3
Abteilung C: vordere Komponente = länger	7	4	—	3	Grenzfälle 2:1 8:1	Grenzfälle 3:1 4:1

Betrachtet man die Einzelregenerate für sich, so ist es bemerkenswert, daß sie auch bei einer Verhältniszahl von 1 : 1 auftreten, wobei sich ebensoviel Köpfe wie Schwänze bilden. Mit anderen Worten gestalten sich die Bedingungen für die Komponenten dann gleich günstig, während in allen sonstigen Fällen der kürzere Teil in bezug auf die Ausbildung des zu ihm gehörenden Regenerates benachteiligt ist. Die Entwicklung ebenso vieler Köpfe wie Schwänze bei dem Verhältnis 1 : 1 kommt in der vorhergehenden Angabe zwar nur für zwei Exemplare in Betracht, denn es sind in der vorderen Körperregion nicht mehr Versuche dieser Art gemacht worden. Dasselbe wiederholte sich aber bei Stücken, die aus mittleren Segmenten bestanden (50. bis 80. Segment) und deshalb nicht mit aufgeführt wurden.

Es ist sehr wichtig, daß selbst in oralen Körperpartien (in einem Fall im 21. Segment) seitliche Schwänze entstehen können, wenn nur die hintere Komponente kleiner war als die vordere. Das Gegenstück, daß sich an alten Schwanzenden irreguläre Köpfe herausdifferenzieren,

findet in der Tabelle keinen Ausdruck, ist aber ebenso erwähnenswert und soll deshalb in einem Beispiel näher erläutert werden.

An einem natürlichen Hinterende von 67 Segmenten wurden die bekannten Schnitte angebracht. Die vordere Komponente betrug ungefähr 0,5 cm (7 Segmente), die aborale, welche sich aus 60 immer kleiner werdenden Körperringen und der Knospungszone mit der Afteröffnung zusammensetzte, hatte eine mittlere Länge von 1,5 cm. Es entstand ein seitliches Einzelregenerat, das einwandfrei als ein Kopf identifiziert werden konnte. Da das ganze Tier, von dem das Hinterende stammte, über eine beträchtliche Länge verfügte, so lag dieses irreguläre Vorderende in einer Region, welche ursprünglich dem 100.—110. Segment entsprach. — Es kommt also, um es noch einmal zusammenfassend zu sagen, für alle Körperregionen genau dasselbe in Betracht, wie es in der Tabelle für ein Niveau bis zum 50. Körperring dargestellt wurde. Eine solche Tatsache steht im Gegensatz zu den Untersuchungen, die von Hyman an *Lumbriculus* ausgeführt wurden. Hyman stellte an kleinen Teilstücken in den anterioren Partien ausgesprochene Tendenz zur Kopfbildung, in den posterioren dagegen zur Schwanzbildung fest. Bereits v. Haffner erwähnt eine Unstimmigkeit zwischen seinem Versuch, wo im 47. Segment noch ein zweiter Kopf entstand, und den Ergebnissen Hymans, doch ist diese bei meinen Befunden noch weit größer. v. Haffner glaubt, daß die Versuchsanordnungen zu verschieden wären, um miteinander verglichen werden zu können, da Hyman mit wenigen Segmenten arbeitete, während seine Befunde für größere Wurmstücke Geltung haben. Außerdem meint er, daß die amerikanische Form (*Lumbriculus inconstans*) anderen Bedingungen unterliegen könnte als die europäische (*Lumbriculus variegatus* Müll.).

Die letzte Begründung wird durch meine Resultate bei isolierten Segmenten von *Lumbriculus variegatus* Müll. behoben, welche große Übereinstimmung mit den Aussagen amerikanischer Autoren über *Lumbriculus inconstans* und *Lumbriculus limosus* aufweisen. Ferner ist dadurch zweifelhaft geworden, ob es sich mit kleinen Teilstücken einwandfrei beweisen läßt, daß der Wurmkörper am Vorderende mehr zur Bildung von Köpfen, am Hinterende dagegen zur Bildung von Schwänzen neigt.

Die irregulären Einzelkegel weichen in ihrem inneren Bau für gewöhnlich nicht vom Normaltypus eines Kopf- bzw. Schwanzregenerats ab. Hin und wieder kommen allerdings auch Änderungen vor. So setzt sich ein Vorderende manchmal aus weniger als 8 Segmenten zusammen, oder der Kopflappen ist nur minimal ausgebildet, was der Kopfform

ein etwas anderes Aussehen verleiht. Bei den Schwanzregeneraten kann es auch hier geschehen, daß das Wachstum aufhört, wenn erst wenige Segmente vorhanden sind, ohne daß ein Durchbruch des Darms in Form der Afteröffnung zustande kommt.

Die Art der inneren Verzweigung stimmt vollständig mit den Angaben früherer Autoren überein. Für irreguläre Vorderenden hat v. Haffner dies genauer beschrieben, für ein zweites Hinterende trifft die Schilderung des doppelschwänzigen Naturfundes von Cori zu. Es ist stets nur eine Gabelstelle bei jedem Organ vorhanden.

Auf Grund einiger Präparate von derartigen Versuchstieren wurde der anatomische Bau dieser Verzweigungen näher untersucht. Darm wie Blutgefäße sind jedesmal ohne Besonderheiten in Kommunikation getreten, jedenfalls ist auf den Schnitten niemals ein Vordringen der Epithelien in das Innere hinein festgestellt worden.

Zweifellos zeigten die Tiere, welche zu weiteren Versuchen dienten, ein ähnliches Verhalten. Es gab allerdings Exemplare, deren Komponenten sich nach einiger Zeit trennten, wobei die Verdoppelungsstelle häufig als ganzer Komplex abgeschnürt wurde. Meistens trat zum Schluß dann Zerfall ein, und es ist wohl möglich, daß unrichtige Verwachsung eines der genannten Organe mehrmals die Ursache dazu gewesen ist.

Während sich also Darm und Gefäße in einfacher Weise verzweigen, ist dies beim Nervensystem bedeutend schwieriger zu übersehen. Sicher ist, daß die entsprechenden größeren Partien immer aufeinander treffen; so verwächst eine Ganglienzellschicht nur mit demselben Teil beim anderen Strang, und ebenso stößt Neurochordregion stets auf Neurochordregion. Es war jedoch gerade bei diesen zuletzt genannten Elementen nicht möglich, eine klare Vorstellung von ihrer Gabelungsart zu erhalten. Dies liegt einmal daran, daß die Leydigschen Fasern erst sehr spät zu einiger Stärke heranwachsen. (Eine gleiche Angabe macht Rabes für Lumbriciden.) Die Konservierungen erfolgten darum gewöhnlich schon, wenn die Stützstäbe noch kaum sichtbar waren. Außerdem sind auch nur wenige Schnittpräparate angefertigt worden, denn das meiste Material mußte für andere Untersuchungen herangezogen werden. Cori gibt bei der Beschreibung seines Naturfundes die Abbildung einer Neurochordgabelung an. Danach spaltet sich jeder Strang einzeln auf, und die Verhältnisse gestalten sich aus diesem Grunde recht kompliziert. Ob nun die Tendenz, gleiche Teile zur Verwachsung zu bringen, tatsächlich jedesmal soweit geht, daß sich jede Faser nur mit der entsprechenden verbindet, oder ob noch andere Kombinationen möglich sind, konnte, wie gesagt, nicht klargelegt werden.

Abb. 11 zeigte bereits ein frühes Stadium bei einem seitlichen Einzelregenerat. Die Knospe wird hier zu einem Kopf, was man schon äußerlich an der runden Form erkennen kann. Ein Hinterende ist von

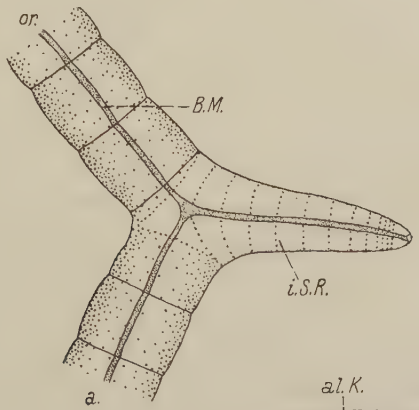


Abb. 17.

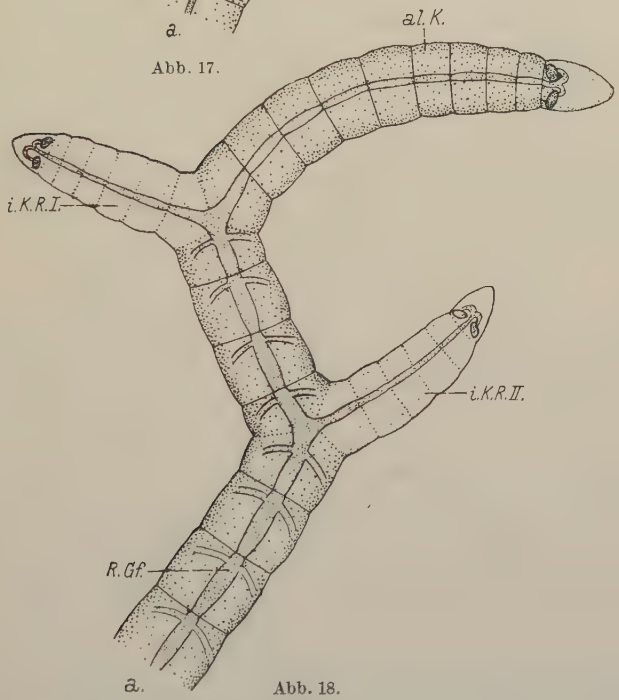


Abb. 18.

Abb. 17 und 18. Seitliche Einzelanlage vollständig entwickelt. Abb. 17. Seitlicher Schwanz. Abb. 18. Dreiköpfiges Tier, dessen laterale Köpfe je aus einer Einzelanlage hervorgegangen sind.

vornherein etwas schlanker und vor allen Dingen kegelförmig zugespitzt, wie es auch Müller (1908) angegeben hat. Sonst ist die Art des Ansatzes am alten Wurmkörper äußerlich dieselbe.

Abb. 17 und 18 geben je ein Tier mit vollständig ausgebildeten Einzelregeneraten wieder. Bei Nr. 17 ist es ein Schwanz, bei Nr. 18 sind es sogar zwei einzelne Köpfe, die an verschiedenen Stellen des Wurmkörpers nacheinander hervorgerufen wurden. Der alte Kopf blieb bei diesem Tier erhalten, und es entstand auf diese Weise ein dreiköpfiges Tier, dessen Vorderenden sämtlich zu verschiedenen Zeiten ausgebildet worden sind.

Die Stellung der seitlichen Einzelregenerate zum alten Körperstamm ist nicht immer gleich. Sie bilden durchaus nicht nur einen Winkel von 90° mit der Hauptachse, wie es v. Haffner für seine Exemplare betont. Vielmehr wird ausgesprochen auf die Art der Bewegungsweise Rücksicht genommen. Beim Kriechen durch die Pflanzenfasern ist eine rechtwinklige Stellung unbequem, und größere Seitenzweige werden dabei meistens nach hinten verschoben. Ein Kopfregenerat erscheint dann fast entgegengesetzt gerichtet und erweckt beinahe den Eindruck einer Heteromorphose. Für gewöhnlich jedoch steht es schräg nach vorne und kann bei Gelegenheit den übrigen Körper auch einmal nach sich ziehen. Schwanzregenerate werden dagegen immer nach hinten gedreht, wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben. Nur in frühen Stadien nehmen die Regenerationskegel ungefähr rechtwinklige Lage zur Hauptachse ein.

cc) Zusatz.

α) Beschreibung dreischwänziger Würmer.

Dreischwänzige Würmer sind unter meinen Versuchen zweimal zu beobachten gewesen, doch unterschieden sie sich außerordentlich von dem eben erwähnten Exemplar mit drei Köpfen. Sie sollen hier nur angefügt werden, weil die beiden seitlichen Hinterenden auch in der Frontalebene des alten Wurmkörpers lagen wie alle bisher beschriebenen irregulären Neubildungen. Das Wesentliche an den Tieren ist die gleichzeitige Entstehung der beiden hellen Schwanzregenerate. Diese wuchsen auf denselben Schnitt hin rechts und links vom alten Vorderende aus.

Versuch 1 (Abb. 19).

In der vorderen Hälfte eines *Lumbriculus* wurden die angegebenen Operationen zur Erzeugung seitlicher Regenerate ausgeführt. Die Komponenten betrugen je 1 cm (13 Segmente). Statt der erwarteten Doppel- oder Einzelanlage auf einer Seite wurde jedoch jederseits der Schnittstelle ein Einzelkegel sichtbar. Beide erwiesen sich schon nach kurzer Zeit als Schwänze, doch hatte nur einer von ihnen größere Entwick-

lungsmöglichkeit. Er bestand nach 4 Wochen aus 47 Segmenten mit Knospungszone und After, während der andere nur vier Körperringe angelegt hatte, ohne daß ein Darmdurchbruch nach außen erfolgt war. Die alten Komponenten bildeten währenddessen auch die regulären Regenerate aus, so daß ein dreigeschwänzter Wurm entstand.

Bei diesem Tier wurde ganz besonders die Strömungsrichtung des Blutes im Dorsalgefäß beobachtet, welche durch die Teile in Skizze 19a näher veranschaulicht werden sollen. Man erkennt, daß das Blut mög-

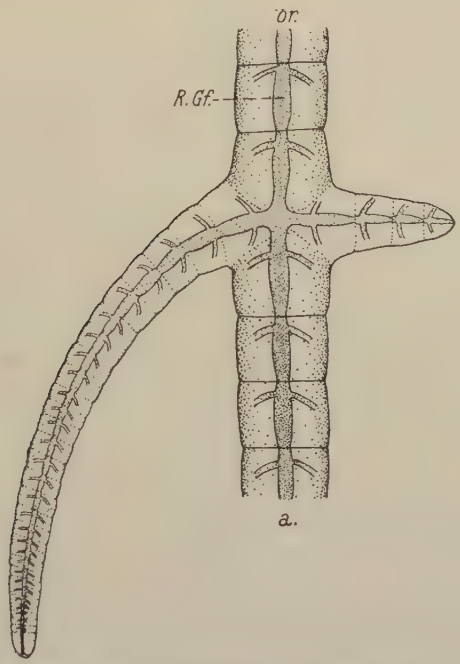


Abb. 19. Dreischwänziges Tier. Das ursprüngliche Hinterende ist zu dem in der Mitte gelegenen Schwanz geworden.

lichst von den Hinterenden nach vorne fließt, wie es im allgemeinen üblich ist. Die Kontraktionswellen aus den verschiedenen Schwänzen gelangen meistens nacheinander, also einzeln an die Verzweigungsstelle, und nur ganz selten treffen zwei oder alle drei gleichzeitig dort ein. Genauer zu verfolgen waren nur die isoliert ankommenden Stöße. Diese setzten sich zwar immer in den oralen Abschnitt fort, doch wurden dabei jedesmal auch größere Blutmengen in die anderen Schwanzregenerate gepreßt, so daß in den betreffenden Segmenten rückläufige Kontraktionen entstanden. Sie pflanzten sich allerdings niemals weiter fort, sondern blieben auf einen Körperring beschränkt.

Rückstöße durch ein Segment sind nicht so selten, wie es wohl den Anschein haben könnte. Etwas Ähnliches kommt bei oral gelegenen Schnittflächen vor, wenn nach einer Operation noch kein natürlicher Abfluß für die Blutmengen vorhanden ist, welche vom hinteren Ende nach den vorderen Partien gepumpt worden sind. Das war sowohl am oralen Pol kleiner Teilstücke als auch bei Entwicklungsstadien irregulärer Köpfe mehrere Male zu bemerken.

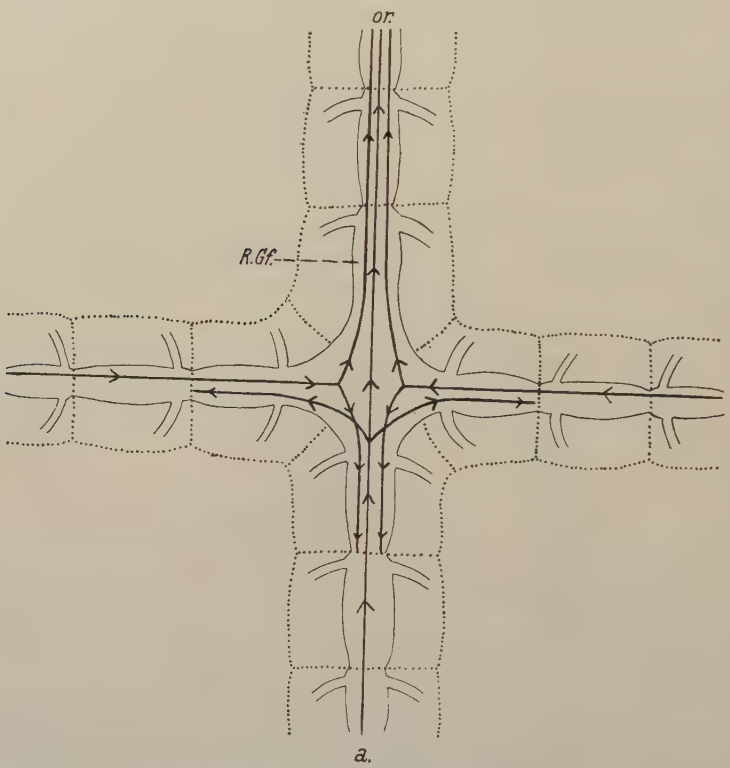


Abb. 19a. Blutströmungsrichtungen im Dorsalgefäß des Tieres von Abb. 19.

Darminhalt wurde bei diesem dreischwänzigen Wurm nur im regulären Schwanz beobachtet.

Nach 4 Wochen trat über Nacht Trennung ein. Die Gabelstelle mit dem kürzeren irregulären Schwanz konnte nicht mehr aufgefunden werden, dagegen war das reguläre Kopfregenerat mit 10 alten Segmenten erhalten geblieben, ebenso das reguläre Schwanzregenerat mit 7,5 alten Segmenten und ein Teil des längeren irregulären Hinterendes, bestehend aus 43 Körperringen. Alle drei Abschnitte ergänzten sich nach kurzer

Zeit durch entsprechende Neubildungen zu normalen Tieren. Durch den Zerfall war es leider nicht möglich, auf Schnittserien größere Klarheit über den Verlauf des Bauchmarks zu erlangen. Lebendbeobachtungen konnten nur in geringem Umfang angestellt werden, da das Tier sehr unruhig war, wenn es sich in Rückenlage befand. Doch hatte ich den Eindruck, als ob die Bauchmarkstränge alle miteinander in Verbindung standen.

Auch beim zweiten Falle konnte diese Frage nicht gelöst werden.

Versuch 2.

Hier handelt es sich um ein Tier, das nach der üblichen Operation einen geringen Doppelkegel angelegt hatte, welcher aber durch Reduktion der unteren Knospe sehr rasch zu einer einfachen Bildung wurde. Das Verhältnis der vorderen Komponente zur aboralen war 1,5 : 0,5 cm. Auffallenderweise lag die Neubildung ziemlich in der Sagittalebene des alten Tieres. Dem Habitus nach schien es ein Schwanzregenerat zu sein, das 10—15 Segmente angelegt hatte. In einem ziemlich frühen Stadium wurde dieser Zweig zu einem besonderen Versuch nahe der Gabelstelle abgeschnitten, und an seiner Stelle bildeten sich nun zwei Schwänze, die anfangs mehr ventral, später vollständig lateral zu dem ursprünglichen Körper gelagert waren. Der entfernte Regenerationskegel wurde isoliert weiter beobachtet, um festzustellen, ob er imstande wäre einen Kopf zu bilden, doch zerfiel er bei diesem Experiment. Bedauerlicherweise ist er nicht konserviert worden, denn nachträglich erscheint es zweifelhaft, ob es sich in Wirklichkeit um einen echten Schwanz gehandelt hat. Gerade bei den Regeneraten in der Sagittalebene gibt es nämlich Formen, welche innerlich eine Doppelbildung darstellen, worauf erst im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden kann. Diese waren mir damals noch gar nicht bekannt, und da sie in der ersten Zeit nur schwer zu identifizieren sind, ist es möglich, daß in dem betreffenden Kegel ein ähnliches Gebilde vorlag. Aus den genannten Gründen kann es als solches aber der Beobachtung entgangen sein.

Die beiden Hinterenden, welche anstatt dessen auftraten, bildeten in Gemeinschaft mit den ursprünglichen Teilen wieder ein dreischwänziges Tier, welches große Ähnlichkeit mit dem oben beschriebenen besaß. Das Wachstum des einen Kegels hatte auch bei diesem Wurm sehr bald eine Grenze. Nach 11 Tagen waren 10 Segmente ohne Afteröffnung angelegt, während der zweite Schwanz sich aus 20 Segmenten zusammensetzte und einen After besaß. Um den inneren Bau zu untersuchen, wurde das Tier nicht weiter am Leben erhalten, sondern fixiert.

Die Schnitte zeigen jedoch, daß die Konservierung zu früh erfolgte, da an der Gabelstelle noch keine genauen Verhältnisse erkennbar sind. Vor allem besteht das Bauchmark in dieser Gegend aus einer Anhäufung von Zellkomplexen, ohne daß sich weitere Differenzierungen mit Sicherheit feststellen lassen. Einzig über den Darm können nähere Angaben gemacht werden. Es ergab sich, daß alle vier Teilstücke durch normale Verwachsung in Kommunikation miteinander standen. Trotzdem sammelte sich alle Nahrung an der Verzweigungsstelle, ohne daß in einem der Hinterenden jemals Darminhalt zu bemerken gewesen wäre.

Durch die geschilderten Verhältnisse ist es leider nicht möglich, sich ein genaues Bild über die Entstehungsart dieser Monstra zu machen, vor allem muß die Frage offen bleiben, ob nur eine oder alle beide Komponenten an der Ausbildung der irregulären Regenerate beteiligt waren.

β) Komponenten, um 180° gegeneinander gedreht.

Bisher war stets die Rede von Neubildungen an einem Wurm, dessen Komponenten sich während der Operationen gar nicht oder nur unwesentlich umeinander gedreht hatten. Es kommen indessen auch stärkere Torsionen vor, deren Extremfall bei einer Drehung um 180° erreicht wird. Diese traten allerdings nur zweimal auf, was sehr erklärlich ist, denn bei einer so starken Dehnung wird die Gewebebrücke zwischen den Komponenten nur in den seltensten Fällen erhalten, bleiben sondern vollständig zerreißen.

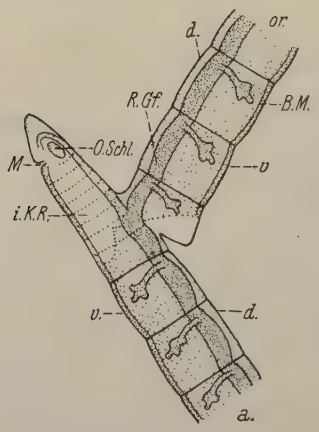


Abb. 20. Die beiden Komponenten des alten Teils sind um 180° gegeneinander gedreht. Nur die aborale Komponente hat ein typisches Regenerat gebildet.

Die irregulären Teile entstehen auf der Ventralseite des Körperendes, zu dem sie gehören, jedoch ist das nur für das Kopfregenerat vollständig erwiesen, weil bei dem einzigen bis zum Ende beobachteten Tier (Abb. 20) nur ein etwas größerer Wundverschluß an Stelle des irregulären Hinterendes gebildet war. Das zweite Exemplar dieser Art wurde in einem sehr frühen Stadium konserviert, dessen Schnitte noch keine Schlüsse betreffs des Schwanzes zulassen.

Die Bewegungsweise des Individuums von Abb. 20 war sehr kompliziert. Eine dorsoventrale Lage wurde indessen stets bevorzugt, und

so mußte eine der beiden Komponenten anfangs auf dem Rücken kriechen, wenn die andere den Boden mit der Ventralseite berührte. Später traten äußere Rückdrehungen auf, wodurch erreicht wurde, daß beide Stücke der Unterlage möglichst dieselbe Körperfläche zukehrten. Die irregulären Regenerate lagen dabei in der Frontalebene, und zwar jetzt auf derselben Seite und nicht mehr rechts und links vom alten Teil. Der innere Zusammenhang der beiden Teilexemplare schien weit loser zu sein als bei den sonstigen Versuchstieren, denn beide Komponenten zeigten in besonders auffallendem Maße verschiedene Impulse und bewegten sich nicht einheitlich fort.

Nach Lebenduntersuchungen konnte keine Verbindung zwischen den Nervensträngen der alten Teile festgestellt werden. Dagegen standen die Blutgefäße deutlich miteinander in Kommunikation, was nicht weiter verwunderlich ist, da sie unter den Lagebedingungen nach der Operation direkt aufeinanderstießen. Hierdurch unterscheiden sich die Exemplare mit einer Torsion um 180° von den Transplantationen dieser Art (Joest an Lumbriciden). Die Erklärung liegt darin, daß der Zusammenhang zwischen den Komponenten bei meinen Versuchen an einer Stelle (hier zufällig in der Nähe der Dorsalgefäße) gewahrt bleibt und die Drehung deshalb nur nach außen erfolgen kann, während Transplantate anders zusammengefügt werden müssen. — Die Verhältnisse beim Verdauungssystem blieben unklar, denn die Lebendbeobachtungen ergaben kein sicheres Bild. Darminhalt wurde niemals gesehen. Am 14. Tage zeigte das Tier Zerfallserscheinungen.

b) Irreguläre Regenerate in der Sagittalebene.

Die irregulären Regenerate in der Sagittalebene bieten manche interessanten Besonderheiten. Im ganzen gibt es unter meinem Versuchsmaterial nur wenige Tiere, welche derartige Neubildungen aufweisen, doch sind sie eine wertvolle Ergänzung der in dieser Richtung bekannt gewordenen Fälle. Für *Lumbriculus* ist meines Wissens nirgends etwas Ähnliches angegeben. Aber man hat solche Verdoppelungen in der freien Natur bei anderen Anneliden gefunden, so Andrews bei *Podarke obscura* und Joest bei *Allolobophora foetida*.

Experimentell gelang es Joest, auf dem Wege der Transplantation mit *Lumbricus rubellus* Monstra herzustellen, die dem Naturfund von *Podarke* außerordentlich glichen. Dagegen handelt es sich bei meinen Versuchen niemals um Pfropfstücke, sondern um postembryonale Regenerate, welche auf der Ventralseite eines operierten Tieres auswuchsen. Andrews beschreibt bei *Podarke* ein ventral gelegenes Hinterende, dessen Bauchmark die Fortsetzung des Vorderendes bildet, während das Nervensystem des anderen Schwanzes keinen Zu-

sammenhang damit aufweist. Er ist nun der Meinung, daß dieses Hinterende als irreguläres Regenerat bei dem erwachsenen Tier entstanden sei, weil es teilweise deutlich aus hellem Gewebe bestand, also wahrscheinlich jüngeren Ursprungs war. Diese Auffassung wird von JOEST gestützt, welcher bei seinem Exemplar von *Allolobophora foetida* Verhältnisse fand, die ihm einen gewissen Aufschluß über die Entstehungsart der von ANDREWS beschriebenen Individuen zu geben schienen. Er nennt seinen Fund eine »partielle Doppelbildung«, weil das Nebenregenerat nicht vollständig zu einem zweiten Schwanz ausgewachsen ist, sondern nur aus einer segmentierten Vorwucherung der Bauchseite besteht (vgl. JOEST 1897). Die Ansicht, daß es sich in beiden Fällen um regenerative Vorgänge gehandelt habe, wird außerordentlich wahrscheinlich bei der Betrachtung der Neubildungen, welche sich unter meinen Versuchen vorfanden. Bei den drei wichtigsten Exemplaren traten die ventralen Auswüchse als Doppelanlage in Erscheinung, aus welcher sich bei einem Tier Kopf und Schwanz herausdifferenzierten, bei den anderen aber zwei zu einem Regenerat zusammengewachsene Hinterenden hervorgingen.

Tier A.

Orale Komponente = 0,4 cm (8,5 Segmente).
Aborale Komponente = 1 cm (21 Segmente).

Die Doppelanlage bleibt beim Auswachsen als solche äußerlich erhalten, was aus Abb. 21 zu ersehen ist. Der orale Kegel (*or.Kg.*) wird der Schwanz, der aborale (*a.Kg.*) der Kopf. Sie bilden also wieder die entsprechende Fortsetzung des Vorder- bzw. Hinterendes, wie es ebenso

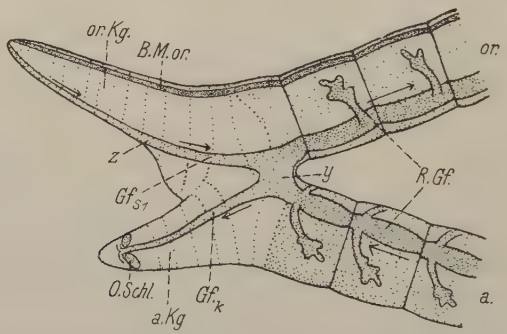


Abb. 21. Doppelkegel auf der Ventralseite eines Wurmes. Die Pfeile geben die Richtung der Blutströmungen im Dorsalgefäß an.

für die Doppelregenerate in der Frontalebene festgestellt werden konnte. Trotz dieser Übereinstimmung verhält sich das Tier in bezug auf den inneren Bau der Verzweigungsstelle ganz anders. Die Konservierung des Wurmes wurde 7 Tage nach der zweiten Operation vorgenommen. Auf den Schnitten, welche genau quer zum irregulären Schwanzregenerat verliefen und die übrigen Teile in mehr oder weniger schräger Richtung

trafen, ist klar zu erkennen, daß die Neubildungen an sich die gewöhnliche Kopf- bzw. Schwanzgestalt besitzen. Nur an der Verwachsungsstelle weichen die Verhältnisse von der Norm ab. Rückenblutgefäße und Darmsysteme der alten Teile sind miteinander in Verbindung getreten, niemals aber die Nervenstränge. Bei einer Drehung der Komponenten um 180° konnten wir etwas Ähnliches bemerken, und ebenso sind im vorliegenden Fall die Gründe für eine solche Erscheinung auf besondere Versuchsbedingungen zurückzuführen. Vergegenwärtigt man sich noch einmal die Art der Schnittführung (Abb. 9), so erkennt man, daß die Enden des Bauchmarks an der Schnittstelle II a sehr weit voneinander entfernt liegen. Wachsen die Komponenten nun aus, so werden die ventralen Partien vorerst kaum zusammentreffen. Ob noch eine spätere Vereinigung bei dem besprochenen Tier möglich gewesen wäre, ist schwer zu sagen, doch halte ich es für unwahrscheinlich auf Grund der Befunde, die bei den nächsten Versuchstieren beschrieben werden sollen. Dagegen können dorsale und in der Körpermitte gelegene Organe ohne weiteres die Verbindung herstellen, selbst wenn das alte Hinterende, wie hier, außerdem noch ein wenig gegen den ursprünglichen Vorderteil gedreht ist. In Abb. 21 kommt dies dadurch zum Ausdruck, daß man den vorderen Abschnitt des alten Teils ganz von der Seite her sieht, während man vom aboralen auch schon in der Nähe der Gabelstelle eine mehr dorso-laterale Ansicht hat.

Der Darm ist in gewöhnlicher Weise zusammengewachsen, derart, daß vier Abschnitte von einer sackartig erweiterten Stelle abzweigen. Nahrung, welche vom regulären Vorderende aufgenommen wurde, blieb in dieser Gegend liegen und gelangte weder durch das irreguläre Schwanzregenerat noch durch die aborale Komponente nach außen. Im irregulären Kopfregenerat war in der ganzen Zeit kein Darminhalt zu beobachten.

Ganz eigenartig gestalteten sich die Verhältnisse beim Rückenblutgefäß. Die Abschnitte der alten Teile konnten sehr rasch wieder miteinander in Kommunikation treten, doch ist der Weg, den die Zweige zu den irregulären Regeneraten nehmen, recht kompliziert. Der Punkt (*y*), an welchem sich die Dorsalgefäße treffen, liegt gerade auf der entgegengesetzten Seite wie die Regenerate, und das Blut sucht sich nun auf jede Weise den Weg dahin. Schon im Leben konnte festgestellt werden, daß auf beiden Seiten der Vereinigungsstelle kontraktile Gefäße vorhanden waren. Die Schnitte ergaben noch manchen wertvollen Aufschluß, doch ist die Differenzierung der einzelnen Teile offensichtlich noch nicht beendet gewesen, als die Fixierung des Tieres erfolgte.

Überall in der Leibeshöhle findet man Blutlakunen, von denen nicht anzugeben ist, welchem Abschnitt sie sich eingegliedert hätten. Klar erkannt wurde, daß von dem großen Blutsinus bei y ein Strang zum Kopf hinzieht (Abb. 21, *Gf.k.*). Ferner entspringt auf derselben Seite ein starkes Gefäß ($Gf.s_1$), das sich zum irregulären Schwanzregenerat hin-

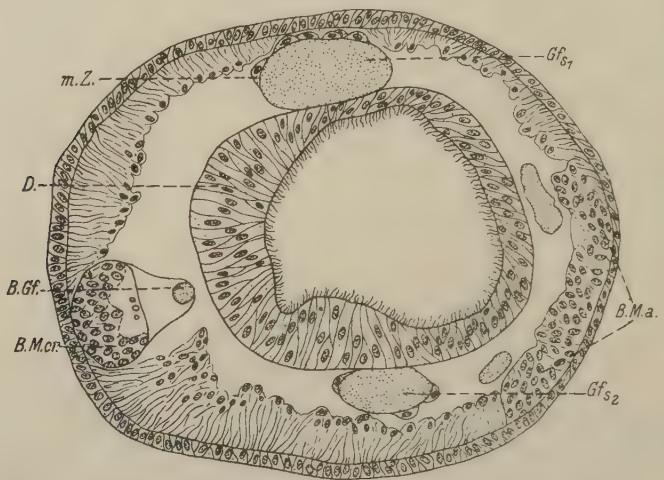


Abb. 22. Querschnitt durch die Verwachsungsstelle des irregulären Regenerats von Abb. 21. Das Bauchmark des irregulären Kopfes, das von der aboralen Komponente herstammt (*B.M.a.*), ist schräg getroffen (130× vergr.).

wendet. Auf der anderen Seite des Darmes aber, in dieser Sicht also vollständig verdeckt, läuft noch ein zweiter, etwas schwächerer Strang ($Gf.s_2$ = in Abb. 22). In der Gegend des Punktes z (Abb. 21) vereinigen sich beide und werden von da ab gemeinsam zum Dorsalgefäß des irregulären Schwanzes. Ob vom Blutsinus bei z etwa noch ein Teil zum Kopfregenerat abfließt, war nicht mit Sicherheit zu ermitteln.

Tier B.

Orale Komponente = 1,3 cm (15 Segmente).
Aborale Komponente = 1 cm (12 Segmente).

Es entsteht ein Doppelkegel, dessen oberer Abschnitt (Abb. 23, *or.Kg.*) im Wachstum jedoch bald überwiegt. 4 Tage nach der Operation tritt plötzlich eine Gabelung dieses Teiles bei Punkt x auf, während der aborale Kegel (*a.Kg.*) reduziert erscheint. Zugleich bildet sich zwischen den Punkten e und e' eine Einschnürungsstelle, und die aborale Komponente vollführt lebhafte Drehbewegungen. Nach 2 weiteren Tagen ist in dieser Gegend Durchschnürung eingetreten. Es entstanden

somit zwei Individuen: erstens das orale Stück mit der irregulären Neubildung und zweitens der aborale Teil, welcher im Laufe einer Woche ein normales Kopfregenerat ausgebildet hatte und von da ab nicht weiter beobachtet wurde. — Das erstgenannte Tier bildete an der Durchschnürungsstelle auch wieder einen neuen Regenerationskegel aus. Nach den Gesetzen der Polarität hätte dieser ein Schwanz werden müssen, da ein aborales Ende verloren gegangen war. Indessen trug das Regenerat deutlichen Kopfcharakter. Allerdings war kein Kopflappen vorhanden, und wir haben es daher nur mit einer Mißbildung zu tun, doch konnten auf Schnitten ein wohlausgebildetes Gehirn und die Mundöffnung nachgewiesen werden.

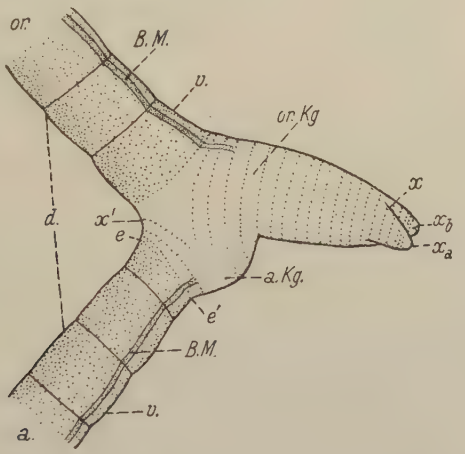


Abb. 23. Irreguläre Doppelanlage auf der Ventralseite. Der aborale Kegel (*a.Kg.*) wird reduziert, der orale Kegel (*or.Kg.*) besteht aus zwei miteinander verwachsenen Hinterenden, die sich im Punkt *x* wieder trennen.

Es hingen jetzt an der ursprünglich oralen Komponente einmal die Doppelbildung *or.Kg.*, welche sich mittlerweile noch weiterentwickelt hatte, und eine Art von heteromorphem Kopf. Anscheinend war das komplizierte Gebilde für eine normale Bewegungsweise sehr hinderlich, und im Laufe von 10 Tagen bildete sich eine Einschnürungsstelle kurz vor dem irregulären Teil, wodurch dieser wahrscheinlich abgetrennt werden sollte. Um ein willkürliches Zerreißen mit größeren Verletzungen zu verhindern, wurde die orale Komponente daher bis auf zwei alte Körperringe durch einen Querschnitt entfernt. An der Wundstelle entwickelte sich ein normales Kopfregenerat. Zum Schluß lag also ein Tier vor, wie es in Abb. 24 dargestellt ist. Man erkennt außer dem regulären Kopfregenerat und den zwei alten Segmenten, dem Rest der

oralen Komponente, die heteromorphe Kopfmißbildung von 7 Segmenten. Daran schließt sich die ehemalige Doppelbildung *or.Kg.* an, die sich aus einem Einzelabschnitt von 23 Segmenten und zwei davon abzweigenden Schwänzen von 25 und 12 Segmenten zusammensetzt.

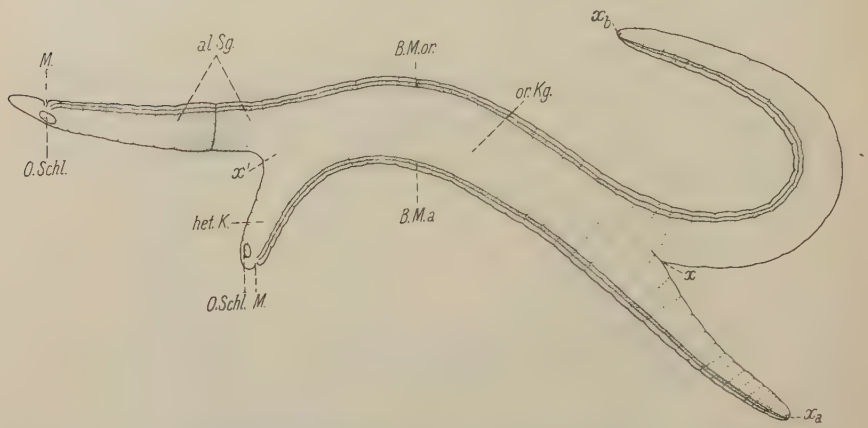


Abb. 24. Weiterbildung des ventralen Regenerats aus Abb. 23. An Stelle der aboralen Komponente ist eine heteromorphe Kopfmißbildung entstanden. (Bedeutung der Abkürzungen siehe Verzeichnis am Schluß der Arbeit.)

Der gemeinsame Teil zwischen den beiden Köpfen und Hinterenden zeigt nun sehr eigenartige Verhältnisse in bezug auf seinen anatomischen Bau. Alle Organe, die in der Längsrichtung des Körpers verlaufen, sind in Zweizahl vorhanden. Doch wurden nur die beiden Zentralnervensysteme in Abb. 24 eingetragen, um den Eindruck nicht zu verwirren. Einzelheiten werden besser mit dem nächsten Fall zusammen geschildert, von dem sich das vorliegende Exemplar kaum unterscheidet.

Tier C.

Orale Komponente = 0,3 cm (6,5 Segmente).
Aborale Komponente = 1 cm (17,5 Segmente).

Bei der entstehenden Doppelanlage entwickelt sich ebenfalls nur der obere Kegel (Abb. 25, *or.Kg.*), der untere (*a.Kg.*) wird reduziert. Ohne weitere Operation erfolgte nach 13 Tagen die Konservierung des Tieres.

Die irregulären Regenerate beider Individuen stimmen in ihrer äußeren Gestalt fast vollständig überein. Man vergleiche dazu am besten Abb. 25 mit Abb. 23, wo die aborale Komponente von Fall B

noch nicht durch den heteromorphen Kopf ersetzt wurde. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Gabelung an der Spitze der Neubildung bei Tier C unterblieben ist. Auch in der inneren Beschaffenheit beider Tiere scheint große Übereinstimmung zu herrschen, wenn man

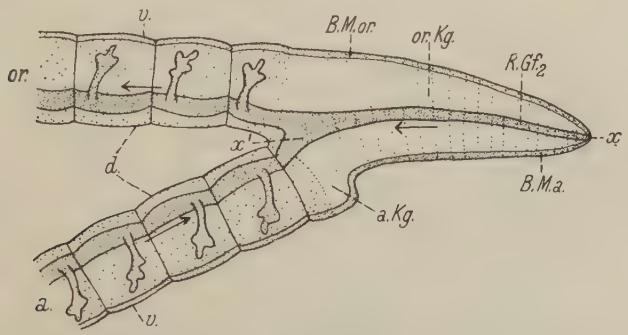


Abb. 25. Das ventrale Regenerat ist von derselben Beschaffenheit wie bei dem Wurm von Abb. 23, nur hat keine Trennung der beiden verwachsenen Schwanzenden mehr stattgefunden.

davon absieht, daß auf den Längsschnitten durch Wurm B nicht alle Verhältnisse so klar zutage treten wie auf den Querschnitten durch C; doch wird im folgenden stets darauf hingewiesen werden.

Bei beiden Exemplaren finden sowohl die Organsysteme der oralen als auch der aboralen Komponente ihre Fortsetzung in das Regenerat hinein, vor allem auch im Fall B, wo die aborale Komponente zum Schluß durch den heteromorphen Kopf vertreten wird.

Die Zentralnervensysteme

liegen 180° voneinander entfernt und vereinigen sich niemals. Für Tier C kann man jedenfalls annehmen, daß eine Trennung der Bauchmarkstränge auch schon in der Knospungszone (Punkt x) vorhanden ist.

Blutgefäßsysteme.

Tier C (Abb. 25) besitzt einen Blutsinus (x'), in welchem sich die Dorsalgefäße der oralen und aboralen Komponente vereinigen. Von diesem Sinus gehen zwei kontraktile Gefäße ab, wovon nur das schwächere ($R.Gf_2$) in der Zeichnung angegeben worden ist. Das stärkere ($R.Gf_1$) verläuft 180° entfernt davon auf der anderen Seite des Darms und ist in dieser Sicht verdeckt. Die Querschnitte durch das irreguläre Regenerat zeigen die Lagebeziehungen der Blutgefäße unter sich, sowie zu den Nervensystemen besonders deutlich (Abb. 26, α, β, γ).

Auch Tier B hat einen gemeinsamen Blutsinus für die orale und aborale Komponente, den ich in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei C ebenfalls x' nenne; doch ist er anscheinend nicht so groß

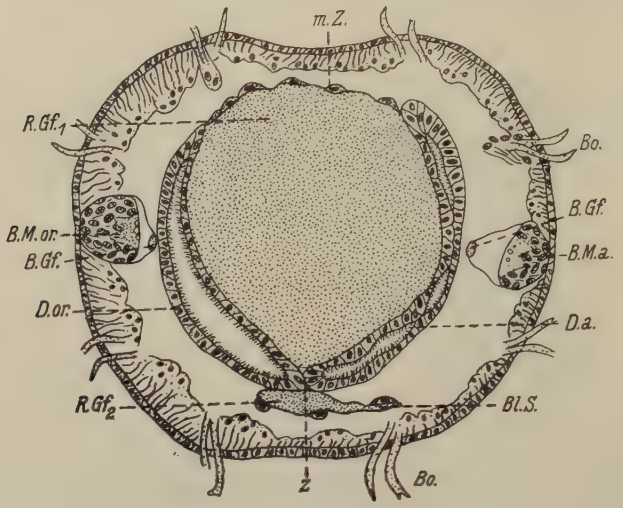


Abb. 26 α.

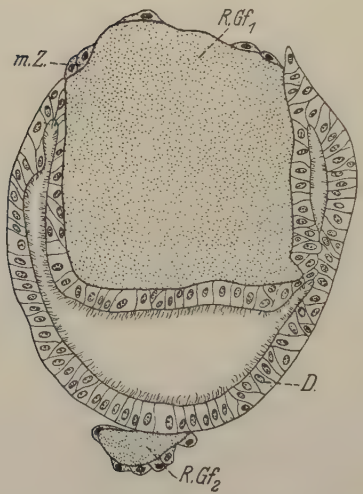


Abb. 26 β.
Erklärung der Abb. 26 α und β auf S. 281 und 282.

wie bei dem vorhergehenden Fall. Analog dem eben Geschilderten entspringen auch hier wieder zwei kontraktile Blutgefäße, die um 180° entfernt voneinander zu beiden Seiten des Darmes verlaufen. Es war aller-

dings auf den Längsschnitten nicht recht zu erkennen, ob in irgendeiner Region Unterschiede betreffs ihrer Größe bestehen. Jedenfalls wurden niemals solche beträchtlichen Differenzen wie bei C wahrgenommen, welche selbst auf Längsschnitten nicht zu übersehen gewesen wären. Jedes der Blutgefäße zieht in einen der freien Schwänze, in die sich die Doppelbildung bei x aufspaltet. Wie die Blutgefäße aus den beiden Köpfen (Abb. 24) dazu gehören, ist schwer zu sagen, da ja sämtliche Blutflüssigkeit erst in dem Sinus x' zusammenfließt. Man kann lediglich aus der Schnitthöhe Schlüsse ziehen, wobei das Gefäß des heteromorphen Kopfes zum kürzeren Schwanz gehören würde, denn es er-

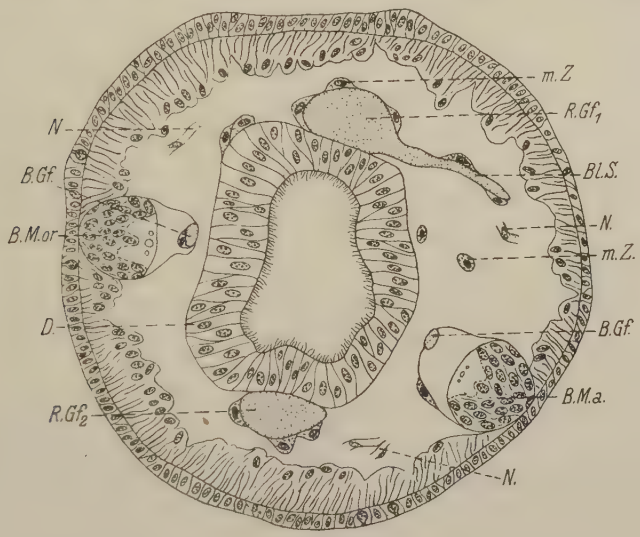


Abb. 26 γ.

Abb. 26. Querschnitte durch das innerlich doppelte Regenerat von Abb. 25. Abb. 26 α. Querschnitt in der Nähe des alten Teils. Abb. 26 β. Querschnitt aus der Mitte des Regenerats. Die Darmlumina haben sich vereinigt. Abb. 26 γ. Querschnitt am Ende des Regenerats. (α 130 $\times$ vergr.; β und γ 180 $\times$ vergr.)

scheint mit diesem auf selber Höhe. Dagegen fällt die Ebene des Dorsalgefäßes beim normalen Kopf in ihrer Hauptausdehnung mit dem Dorsalgefäß des längeren Schwanzes zusammen. Auf den entsprechenden Schnitten erscheinen selbstverständlich auch die sie jeweils verbindenden Stränge des innerlich doppelten Körperabschnittes. Die Lage der Rückengefäße zu den Nervensystemen ist dieselbe wie bei Tier C.

Darmsysteme.

Wie die Dorsalgefäße, so haben auch die Darmsysteme die Möglichkeit, sich innerhalb der irregulären Regenerate zu vereinigen. Bei

Tier C (Abb. 25) bestehen nahe der Stelle x' noch die gesonderten Anteile beider Komponenten, welche durch den großen Blutsinus vollkommen getrennt werden. Erst kurze Zeit danach gelingt es den Darmepithelien zusammenzutreten (Abb. 26α, Punkt z). Zugleich hat sich auch der Blutsinus in die kontraktilen Gefäße zu beiden Seiten des Darmes aufgespalten, aber noch erfolgt keine Vereinigung der Darmlumina. Diese findet erst in der Mitte des Regenerats statt (Abb. 26β), von wo aus bis zum Schluß (bis Stelle x) nur noch ein einziger Darmteil existiert (Abb. 26γ), der mithin als Verwachsung zweier Darmsysteme aufgefaßt werden muß. Eine Afteröffnung ist nicht vorhanden.

Tier B zeigt entsprechende Organisation insofern, als beide Darmlumina eine Strecke weit vereinigt sind. Ein Unterschied besteht darin, daß ihre Verwachsung nicht erst auf der Hälfte des Regenerats, sondern bereits ziemlich bald erfolgte. Es verläuft deshalb fast durch die ganze Doppelbildung ein gemeinsamer Darm, der sich dann später wieder gabelt und in jeden der abzweigenden Schwänze einen Ast hineinschickt. Beide enden mit einer normalen Afteröffnung (Abb. 24 x_a und x_b). Auf Schnitten war Darminhalt in dem gemeinsamen innerlich doppelten Teil zu bemerken.

Entsprechend der ganzen Zweifachbildung war auf den Querschnitten ferner die doppelte Anzahl von Borstenpaaren zu finden. Ihre Verteilung kennzeichnet Abb. 26α.

Nephridialschläuche wurden ebenfalls in doppelter Auflage gesehen. Sie besaßen anscheinend normale Lagebeziehung zu den Nervensträngen und Bauchblutgefäßen und waren nur hier und da etwas mehr seitlich verschoben (Abb. 26γ N).

Es fragt sich nun, wie diese merkwürdige Erscheinung von innerer Doppelbildung aufzufassen ist. Joest hat den Ausdruck geprägt: »Vergesellschaftung von Regeneration und Verwachsung zweier Regenerationsgewebe«, den man auch für die vorliegenden Fälle in Anspruch nehmen kann, obwohl der Autor andere Variationen im Bau des Wurmkörpers bei seinen Transplantaten damit erklären wollte. Bei einer Betrachtung der Tiere A bis C muß man nun zu der Ansicht gelangen, daß es sich in den Fällen B und C jedesmal um einen normalen und einen heteromorphen Schwanz handelt, welche sich gemeinsam entwickelt haben. Die Bezeichnung »normaler Schwanz« soll hier soviel bedeuten wie normale Fortsetzung der oralen Komponente, während das Wort »heteromorph«, wie üblich, eine Umkehrung der Polarität angibt, die beim Regenerat der aboralen Komponente stattgefunden hat. Eine solche Auffassung wird durch die Tatsache gestützt, daß die Hälfte aller

Organe in den innerlich doppelten Abschnitten offensichtlich von der aboralen Komponente herrührt. Außerdem zeigt Fall A (Abb. 21), daß ein Regenerat des hinteren Endes seine Selbständigkeit durchaus wahren und zu einem Kopf werden kann. Trägt es daher Schwanzcharakter wie in den Fällen B und C, so ist das als heteromorphes Kennzeichen anzusehen. Aus welchen Gründen der umgekehrt gerichtete Schwanz entstand, war nicht zu entscheiden. Möglicherweise ist der orale Nervenstrang unter bestimmten, noch unbekannten Bedingungen fähig, einen induktiven Einfluß auf den aboralen Teil auszuüben, ehe sich dessen Kopfzentrum zu entwickeln vermag.

In der Literatur ist die Möglichkeit der experimentellen Erzeugung von Doppelbildungen, wie den eben beschriebenen, bisher nicht bekannt gewesen. Dagegen hat man Embryonen gefunden, welche ähnlich gebaut waren (beispielsweise Korschelt 1904 bei *Allolobophora subricunda* Eisen). Für diese hat man in den meisten Fällen sogenannte »Doppelfurchung« des Eis in ganz frühen Stadien angenommen (Vejdovsky, Korschelt). Das bedeutet eine gewisse Übereinstimmung mit meinen Befunden, wo von vornherein auch zwei Anlagen vorhanden sind, die sich durch die nahen Lagebeziehungen gemeinsam entwickeln können. Dabei ist eine spätere Trennung durchaus möglich, wie das Verhalten von Tier B beweist.

Zu erwähnen ist ferner, daß ein ventrales Regenerat auch von Beginn an als Einzelkegel sichtbar werden kann, was bei einem vierten Tier der Fall war. Der Nebenzweig stellte jedoch nur einen kleinen Auswuchs dar, an dessen Spitze sehr bald Mißbildungserscheinungen auftraten. Auf Schnitten waren zwei Bauchmarkstränge zu erkennen, die analog den geschilderten Verhältnissen von der oralen und aboralen Komponente herstammten. Diese beiden Enden sind an der Spitze des ventralen Kegels verwachsen, wodurch die Weiterentwicklung möglicherweise unterbunden worden ist.

Daß sich gelegentlich nur die Fortsetzung einer einzelnen Komponente ausbilden kann, scheinen die eingangs besprochenen Naturfunde zu beweisen.

Nachdem die Schilderung aller irregulärer Regenerate beendet ist, soll die Begründung erfolgen, weshalb zu ihrer Entstehung das Vorhandensein freier Bauchmarkenden angenommen werden mußte. Abb. 7 zeigt, daß der Nervenstrang nach der ersten Operation durch die Winkelstellung des ganzen Körpers aus seiner ursprünglichen Lage gebracht wird und eine mehr oder weniger große Knickfalte erhält. Schnitt 2 erfolgt dann meistens an einer Stelle, wo die Bauchmarkenden derart

stark abgelenkt sind, daß sie beim Schließen der Wunde nicht sofort aufeinandergepreßt werden. Ein Zusammentreffen wird daher erst nach einiger Zeit möglich sein. Häufig führen die Komponenten dabei Drehungen in der Längsrichtung aus, was die Verwachsung des alten Zentralnervensystems noch mehr erschweren kann. Bei den Torsionen um 180° scheint eine Vereinigung überhaupt nicht mehr zu erfolgen (s. S. 273), sie gelingt indessen noch bei ungefähr 90°. Ähnlich wie bei den Transplantationen dieser Art, kommt auch bei *Lumbriculus* dann die sogenannte »Bajonettform« zustande, deren typische Gestalt hier aber durch weitgehende Regulationen bald verloren geht. Die mehr oder weniger kurze Zeit, bevor die Verwachsung des Bauchmarks stattfinden konnte, scheint nun zu genügen, um den Anstoß zur Bildung neuer Körperteile zu geben.

Während mit meiner Versuchsanordnung also möglichst verhütet wird, daß die Enden des verletzten Nervensystems direkt aufeinander zu wachsen können, damit sie sich nicht so schnell vereinigen und wenigstens anfänglich eine Art von Bauchmarklücke entsteht, ist dies bei einem einfachen Verfahren, wie es v. Haffner angibt, nicht der Fall. Nur zweimal sind auch bei meinen Experimenten auf eine einzige Operation hin überzählige Regenerate aufgetreten, beide zu einer Zeit, als die günstigste Art der Schnittführung gesucht wurde. Das Bauchmark war dabei jedesmal durchtrennt worden. Bei dem einen Tier hatten die Komponenten eine deutlich sichtbare Drehung von 180° ausgeführt, bei dem anderen war zwar äußerlich keine Ablenkung mehr zu erkennen, doch hatten wohl auch hier zufällige Verlagerungen eine rasche Vereinigung des Bauchmarks verhindert, weshalb sich der zweite Kopf entwickeln konnte. Ähnlich wie bei diesem Versuchstier könnten sich auch die Vorgänge abgespielt haben, die zur Bildung überzähliger Regenerate bei freilebenden Würmern führten.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch einmal auf diejenigen Experimente eingehen, durch welche dorsal auswachsende Regenerate hervorgerufen werden sollten (S. 254). Schnitt I, welcher dort auf der Ventralseite geführt wurde, entfernte ein Stück des Zentralnervensystems. Durch den typischen Wundverschluß werden die Schnittflächen des Bauchmarks beinahe vollständig aufeinandergepreßt, da sie sich gerade in der inneren Knickstelle des entstehenden Winkels treffen müssen. Sind die Wundflächen zweier Nervenstränge sich derartig zugekehrt, so erfolgt stets sehr rasche Verwachsung ohne Ansatz zu einer Regenerationsknospe (ähnliche Angaben machen Joest und Rabes für Transplantate). Durch den nun folgenden Schnitt 2 verletzt

man zwar Darm und Rückenblutgefäß, aber niemals mehr das Nervensystem. Hierauf kann man wohl das negative Ergebnis all dieser Experimente zurückführen. Die Bauchmarkteile haben sich schon so weit vereinigt, daß der Anschluß an den fehlenden Kopf bzw. Schwanz genügend hergestellt ist. Es wird daher nicht nach Ergänzung fortgefallener Organe gesucht, sondern lediglich eine Reparation der verletzten Darm- und Gefäßteile tritt ein. Diese Versuchsanordnung scheint mir ein sehr deutlicher Beweis dafür zu sein, daß ohne die Anwesenheit freier Bauchmarkenden keine Regeneration möglich ist.

2. Determinationsexperimente an Regeneraten von Tieren mit lateralen Einzelanlagen.

Es lag nahe, an den Würmern mit überzähligen Regeneraten Untersuchungen darüber anzustellen, ob wieder entfernte Zweige einer Gabelung von neuem gebildet werden können, und falls sich dies als möglich herausstellte, wie solche Teile gestaltet seien. Zu den Versuchen wurden vorzugsweise Tiere mit lateralen Einzelkegeln (vgl. S. 262) verwendet, weil diese unter meinem Material am häufigsten dafür zur Verfügung standen, während alle anderen Arten von Nebenregeneraten fast jedesmal konserviert und zu Schnittserienuntersuchungen herangezogen werden mußten. Dienten sie trotzdem einmal als Objekte für die eben erwähnten Experimente, so wird dies ausdrücklich betont werden.

Bei Tieren mit Einzelregeneraten in der Frontalebene kann es sich sowohl um Würmer mit einem zweiten Kopf als auch um solche mit einem zweiten Schwanz handeln. Da die Möglichkeit bestand, daß beide ein verschiedenes Verhalten zeigten, so wurde in den Versuchsanordnungen von vornherein darauf Rücksicht genommen. Die Skizzen 27a und 27b stellen beide Fälle noch einmal schematisch dar. Man erkennt, daß von einer Gabelstelle jeweils drei Äste abgehen: die orale Komponente, das irreguläre Regenerat und die aborale Komponente. Besonders interessant war die Frage, ob die irregulären Regenerate wieder auswachsen würden, wenn man sie durch einen Schnitt entfernte. Es ergab sich, daß sie in der Mehrzahl der Fälle regeneriert wurden, einige Male jedoch nicht wieder in Erscheinung traten, und zwar kam dies sowohl bei irregulären Vorderenden als auch bei Schwänzen vor.

Der Grund dafür lag allem Anschein nach in einer Verschiedenheit der Schnittführung. War die Gabelungsstelle des Bauchmarks (*Gbm.*, Abb. 27) verletzt, oder lief der Schnitt auch nur zu nahe an ihr vorbei, so fand niemals eine Neubildung des entfernten Teiles statt; dagegen trat die Regeneration ein, wenn noch ein kleiner Stumpf des Bauch-

marks stehen blieb. Es ist indessen sehr schwer, die Grenze anzugeben, von der ab ein solches Stückchen des Zentralnervensystems nicht mehr in den übrigen Körper mit einbezogen wird.

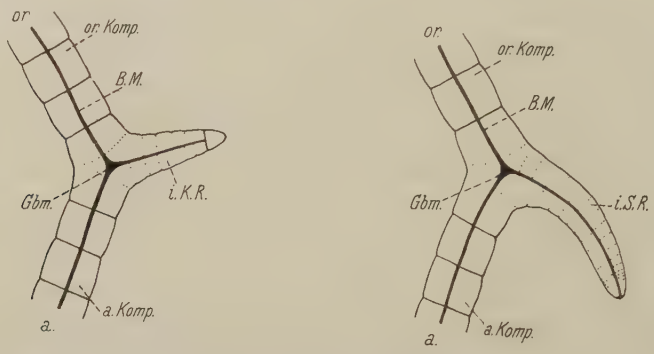


Abb. 27 a. Abb. 27 b.

Abb. 27. Schematische Darstellung von Tieren mit seitlichen Einzelregeneraten.

Bei den genannten Versuchen wurde stets in der Weise vorgegangen, wie es Abb. 28 erläutert. Ich entfernte das seitliche Regenerat wie hier jedesmal durch den angegebenen Schnitt so weit, daß die ursprünglichen Konturen des Tieres wieder hergestellt wurden. Dann blieb für gewöhnlich noch ein kleines Stück des irregulären Zentralnervensystems erhalten, dessen Länge im vorliegenden Fall etwa der halben Breite des alten Teils entspricht, weil die Verzweigungsstelle *Gbm.* annähernd auf der Mittellinie des ehemaligen Wurmkörpers liegt. Nach meinen Erfahrungen genügt diese Länge durchaus für eine Regeneration. Der Gabelpunkt des Bauchmarks fällt jedoch nicht bei allen Tieren gerade mit der Mittelinie der ursprünglichen Abschnitte zusammen, sondern er kann beträchtlich nach der Seite des irregulären Regenerats verschoben sein. Dadurch erklärt es sich, warum die ersten Versuche teilweise ein negatives Resultat lieferten. Der Schnitt war hier sehr nahe an der Stelle *Gbm.* vorbeigeführt worden, so daß er sie in einigen Fällen sogar schon gestreift, wenn nicht ganz entfernt haben muß. Bei den späteren

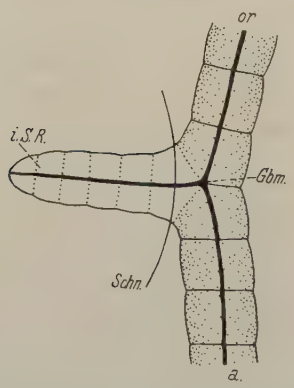


Abb. 28. Schnittführung, nach welcher das irreguläre Regenerat von neuem ausgebildet wird, denn die Gabelstelle des Bauchmarks bleibt in ausreichendem Maß erhalten.

Operationen wurde darauf geachtet und die Schnittebene eventuell in entsprechender Weise verlegt.

Im allgemeinen kann man noch mit Sicherheit auf das Eintreten der Regeneration rechnen, wenn der Stumpf des irregulären Bauchmarkstranges eine Durchschnittslänge von 150—250μ behält, doch hat diese Zahlenangabe insofern nur relativen Wert, als die in Frage kommenden Abschnitte nach der Operation häufig stark verkürzt erscheinen. Leider war es mir nicht möglich, genauer festzustellen, inwieweit die genannte Grenze ohne Schaden für ein erneutes Auswachsen noch unterschritten werden kann.

Weitere Versuche ergaben, daß für die anderen Teile einer Doppelbildung dasselbe gilt, was eben für die Nebenregenerate ausgeführt worden ist. Entfernte man beispielsweise statt des irregulären Zweiges die orale oder aborale Komponente bis auf ein kurzes Stück des Bauchmarks (etwa 200μ), so trat auch bei diesen Teilen Regeneration ein.

Analog den oben geschilderten Verhältnissen war außerdem zu vermuten, daß die Neubildung eines jeden Astes unterbleiben würde, wenn man die Gabelstelle des Zentralnervensystems in entsprechender Weise ausschaltete. Tatsächlich gelangen solche Experimente ohne weiteres, und damit war die Möglichkeit gegeben, jeden Abschnitt einer Verzweigung mit jedem beliebigen anderen zusammenzusetzen, während der dritte eliminiert wurde.

Bleiben hierbei ein Vorder- und ein Schwanzende, also ungleichartige Stücke, miteinander in Verbindung, so entstehen normale Würmer, dagegen mußte das Zusammentreffen von gleichen Abschnitten Heteromorphosen ergeben.

Eine der Vereinigungsarten ungleichnamiger Pole ist eben schon beschrieben worden. Dort verwuchs die orale Komponente mit der aboralen, während das Nebenregenerat nicht wieder in Erscheinung trat. Ebenso leicht aber läßt sich auch die Verwachsung des irregulären Zweiges mit einem der alten Teile erzielen.

Die aborale Komponente eines Tieres mit seitlichem Schwanz wurde zugleich mit der Gabelstelle *Gbm.* entfernt, wobei diese mit Absicht vollkommen unverletzt blieb (Abb. 29; vgl. auch S. 294). Das ursprüngliche Vorderende und der irreguläre Schwanz, die noch einigermaßen zusammenhingen, konnten sich sehr rasch vereinigen; die Bauchmarkenden trafen sofort aufeinander und verwuchsen, ohne den fehlenden Ast zu ersetzen. Es entstand also auch hier ein gewöhnlicher Wurm.

Eine andere Modifikation ist insofern interessant, als die orale Komponente nur aus einem Kopfregenerat ohne weitere Segmente da-

hinter bestand. Dieser Abschnitt konnte ebenfalls mit einem irregulären Schwanz verbunden werden. Das erwähnte Kopfregenerat hatte sich an Stelle einer längeren oralen Komponente gebildet, die unter Erhal-

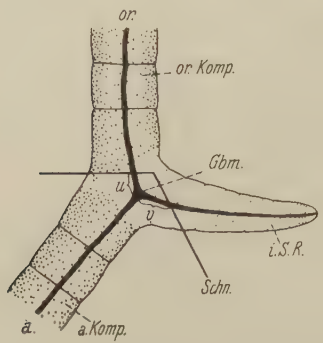


Abb. 29.

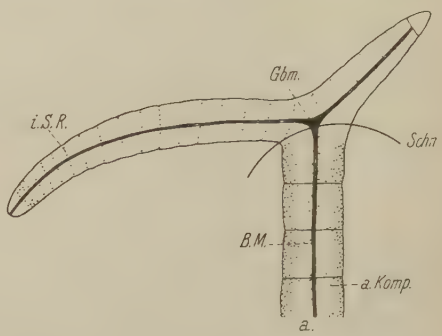


Abb. 30.

Abb. 29. Schnittführung, nach welcher die orale Komponente und das irreguläre Schwanzregenerat zu einem normalen Wurm verwachsen, ohne die aborale Komponente zu ergänzen, denn die Gabelstelle des Bauchmarks wird eliminiert. Diese bleibt in der aboralen Komponente erhalten.

Abb. 30. Die Gabelstelle des Bauchmarks wird verletzt. Es erfolgt keine Neubildung der aboralen Komponente.

tung der Nervengabelstelle entfernt worden war (vgl. S. 290). Trennte man jetzt die aborale Komponente bei einem solchen Individuum ab und verhinderte ihr Wiederauswachsen durch Verletzung der Gabelstelle (Schnitt in Abb. 30), so fügte sich das reguläre Kopfregenerat mit dem seitlichen Hinterende (15 Segmente) zu einem normalen lebensfähigen Tier zusammen. Nahrungsaufnahme wie Kotabgabe sind einige Male beobachtet worden. Das Wachstum des Schwanzregenerats schritt noch einige Zeit fort, doch vergrößerten sich dadurch hauptsächlich die einmal angelegten Segmente, während nur etwa 5—10 neue hinzukamen. Nach 4 Wochen wurde der Wurm fixiert.

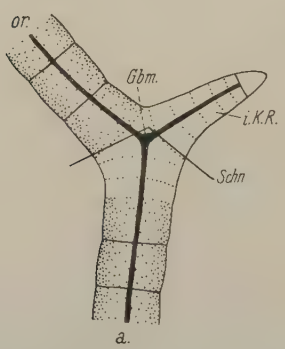


Abb. 31. Schnittführung, durch welche die aborale Komponente eliminiert wird. Die orale Komponente verwächst mit dem irregulären Kopfregenerat zu einer Kopfheteromorphose (s. Abb. 32).

Die Herstellung einer Heteromorphose gelang durch einen Eingriff, der durch Abb. 31 erläutert wird. Der Schnitt ist so geführt worden, daß ein ehemaliges Vorderende, welches aus dem regulären Kopfregenerat und 7,5 alten Segmenten bestand, mit einem irregulären Kopf in Verbindung bleibt. Allerdings besaß dieser nach der Operation

statt der normalen Anzahl von 8 nur noch 5 Segmente, weil die drei letzten unterhalb der Vereinigungsstelle *Gbm.* lagen und daher mit der aboralen Komponente zugleich herausgeschnitten werden mußten. Der Verwachsungsvorgang der beiden Teile erfolgte in ähnlicher Weise wie in den vorhergehenden Fällen, und das Endresultat war eine Kopfheteromorphose, bei der das ursprünglich von der aboralen Komponente hervorgebrachte irreguläre Vorderende zum antipolaren Kopf an dem oralen Abschnitt geworden ist. Dem Tier wurde keine Nahrung verabreicht, um eine Darmruptur zu verhüten, wie sie bei den Joestschen Transplantationsversuchen fast durchweg eintrat. Bei Bewegungen war das reguläre Vorderende stets führend, während die viel kürzere entgegengesetzte Kopfbildung immer mit fortgezogen wurde. Die Kontraktions-

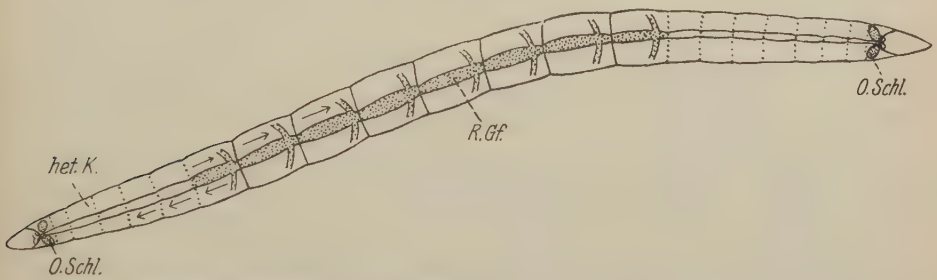


Abb. 32. Kopfheteromorphose, experimentell durch die Schnittführung von Abb. 31 hergestellt. Die Pfeile geben die Strömungsrichtungen des Blutes im Dorsalgefäß an.

wellen des Rückenblutgefäßes verliefen in der Richtung der in Abb. 32 angegebenen Pfeile. Nach 7 Tagen wurde die Heteromorphose aus äußeren Gründen in vollständig frischem Zustand konserviert. Schnitte ergaben, daß alle Organe normal miteinander in Verbindung standen.

Mit diesen Ausführungen ist gezeigt worden, daß es bei ausreichender Erhaltung der Nervengabelung stets zur erneuten Regeneration kommt. Es war nun die Aufgabe meiner letzten Untersuchungen, zu prüfen, ob diese Neubildungen wieder dieselbe Gestalt besitzen oder ob Änderungen eintreten.

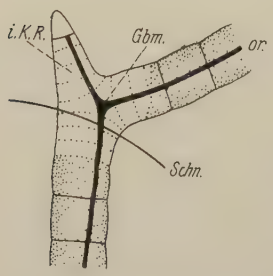
Tatsächlich ließ sich in einigen Fällen Umkehrung der Polarität feststellen.

Unter allen Experimenten, bei denen lediglich ein Ast von der Gabelungsstelle abgetrennt war, entstand nur einmal eine heteromorphe Bildung, obwohl die Versuchsanordnungen sehr variiert wurden. Die irregulären Regenerate behielten stets Kopf- und Schwanzcharakter, je nachdem, ob ein Vorder- oder Hinterende entfernt worden war. Das-

selbe Ergebnis lieferten Versuche mit der oralen Komponente, an deren Stelle sich neue Vorderenden in Gestalt eines normalen Kopfregenerats ausbildeten (vgl. Abb. 30).

Dagegen ergaben die Experimente mit dem aboralen Teilstück unter drei Versuchen ein abweichendes Resultat. Ein doppelschwänziges Tier und eins mit seitlichem Vorderende regenerierten, wie es zu erwarten stand, anstatt der aboralen Komponente wieder einen Schwanz, während ein zweites Individuum mit überzähligem Kopf noch einen Kopf, also eine heteromorphe Neubildung hervorbrachte.

Dieser Wurm unterschied sich jedoch in mehreren Punkten von den beiden ersten Tieren. Einmal war der Seitenzweig ursprünglich nicht als ein echter Einzelkegel, sondern aus einer Doppelanlage entstanden, und zwar handelt es sich hier um den einzigen Fall, in welchem ein Kopf auf Kosten des Schwanzes entwickelt wurde (s. S. 259). Zweitens lag die Verwachsungsstelle des Bauchmarks mitten im irregulären Teil und nicht, wie sonst, an der Ansatzstelle des Nebenregenerats, eine Modifikation, die schon bei der Herstellung der künstlichen Heteromorphose auf S. 288 erwähnt wurde. Dort war die Lage des Punktes *Gbm.* von untergeordneter Bedeutung, während sie hier der Anlaß wird, daß die Regeneration von einer ganz ungewöhnlichen Stelle aus ihren Anfang nimmt. Der Schnitt ist wie immer kurz hinter der Verzweigung *Gbm.* ausgeführt worden (Abb. 33), und der neue Teil muß deshalb am aboralen Pol eines fünfsegmentigen Kopfabschnittes auswachsen. Ein solches Vorderende geht, wenn es isoliert ist, schon nach kurzer Zeit zugrunde (s. S. 237). Um so erstaunlicher war die Entstehung eines Regenerates, dessen Auftreten man daher im Anfang auf eine Induktionswirkung der oralen Komponente zurückführte, wie ja auch bei Transplantationen ein Einfluß der größeren Unterlage auf kleine Pfropfstücke festgestellt werden konnte (Ruttloff 1908 bei Lumbriciden). Doch fanden gewisse Schwierigkeiten hierbei keine genügende Erklärung, weshalb später auch dem irregulären Kopffragment ein großer Anteil an den Regenerationsvorgängen zugeschrieben wurde.



a.

Abb. 33. Schnittführung, nach welcher statt der aboralen Komponente ein heteromorpher Kopf ausgebildet wurde.

Eine Beeinflussung der Regenerationsknospe durch den oralen Abschnitt hätte starke Neigung zur Kopfbildung bei diesem zur Voraussetzung haben müssen, aber es konnte nirgends ein genügender Anhalts-

punkt dafür gefunden werden. Hingegen zeigte sich die orale Komponente sehr wohl dazu imstande, ein normales Schwanzregenerat hervorzubringen, als die Doppelbildung nach drei Wochen zu Konservierungszwecken abgetrennt worden war. Infolgedessen mußte man annehmen, daß der entscheidende Einfluß auf die Determination des jungen Gewebekegels gerade von dem irregulären Kopfabschnitt ausgegangen ist, während die Ernährung dieser Teile wohl ausschließlich der oralen Komponente zukam. Die Wirkung des irregulären Vorderendes wäre dabei etwa mit der des unipotenten Kopfgewebes anderer Tierklassen (beispielweise der Coelenteraten) zu vergleichen, welches bei Transplantationen stets wieder neue Köpfe hervorrief, ungeachtet der Stelle, an der es der Unterlage aufgepflanzt wurde.

Allerdings scheint diese Annahme durch den oben beschriebenen Versuch widerlegt zu werden, bei dem sich nach den Gesetzen der Polarität statt der aboralen Komponente wieder ein Schwanz entwickelte, obwohl dicht daneben ein Kopf vorhanden war, welcher also keinerlei Einfluß auf das Regenerationsgeschehen ausübte. Indessen konnte das irreguläre Vorderende hier nicht derart an der Regeneration beteiligt sein, weil es durch den Schnitt nicht selbst verletzt wurde, sondern vollständig erhalten blieb.

In den folgenden Experimenten ist nun versucht worden, auch einen solchen ganz seitlichen Kopf mit in diese Regenerationsvorgänge hineinzuziehen. Er wurde deshalb ebenfalls bis auf einen kurzen Stumpf des Bauchmarks entfernt, um die Regenerationstätigkeit an dieser Stelle besonders lebhaft zu entfachen (Abb. 34). Die Versuchsanordnung hatte zugleich den Vorteil, festzustellen, ob ein regenerierender Abschnitt gleichzeitig eine normale und eine antipolare Neubildung nebeneinander hervorzubringen vermag.

Da es mir nicht mehr möglich war, sehr umfangreiche Untersuchungen darüber anzustellen, konnten nur wenige Tiere zu dem Experiment verwendet werden.

Es empfiehlt sich, den Würmern bei der angegebenen Operation auch das reguläre Kopfregenerat zu entfernen. Sie verhalten sich dann weit ruhiger und sind vor allen Dingen nicht imstande, Nahrung aufzunehmen. Andernfalls sammelt sich der ganze Darminhalt am aboralen Ende, also der Gabelungsgegend, an, die Stelle wird unförmig aufgetrieben, und nach einigen Tagen tritt Zerfall ein. Geringere Staungen konnten allerdings nicht immer vermieden werden, doch übten sie anscheinend keinen nennenswerten Einfluß auf den Körperzustand der Tiere aus.

Fall I.

Aborale Komponente und irreguläres Vorderende werden zur selben Zeit entfernt, wobei vom Bauchmark des Kopfes ein etwas größeres Stück zurückbleibt (Abb. 34, Strecke y) als von dem des anderen Zweiges (Strecke x). Es entsteht an Stelle der aboralen Komponente wieder ein Schwanzteil, an Stelle des irregulären Vorderendes eine Kopfmißbildung. Schnitte ergaben, daß diese ein Oberschlundganglion besitzt; dagegen fehlt der Kopflappen, und auch die Mundbildung hat nicht stattgefunden, obwohl der Darm bis dicht an das Ectoderm heranreicht.

Die orale Komponente, an deren Ende die beiden Kegel auswuchsen, bestand aus 8 großen Segmenten der vorderen Körperregion.

Fall II.

Auch hier sind beide Äste gleichzeitig abgeschnitten worden, und es ergab sich, daß Strecke y nach dem Eingriff etwa um die Hälfte bis

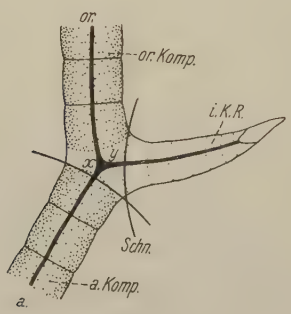


Abb. 34.

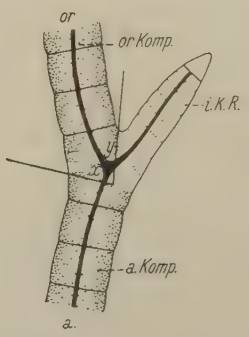
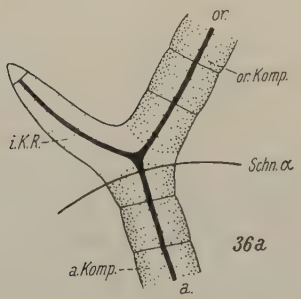


Abb. 35.



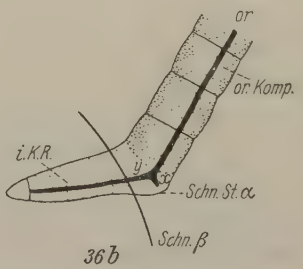


Abb. 34—36. Zwei Äste einer Verzweigung werden entfernt.

ein Drittel kleiner war als x. Nebenbei schien jeder Schnitt außergewöhnlich nahe an der Nervengabelstelle vorbeigegangen zu sein (Abb. 35).

Das Resultat war ein einziger Regenerationskegel, der in der Nähe des Punktes *Gbm.* anfangs einen kleinen Gewebehöcker aufwies, als sollte dort noch eine zweite Knospe angelegt werden. Diese Verschiebung wurde aber sehr bald reguliert. Schon nach 2 Tagen zeigte die Bildung eines Afters, daß der Kegel Schwanzcharakter trug, was beim Heranwachsen durch den Habitus der einzelnen Segmente vollkommen bestätigt wurde. Das etwas schräg getroffene Bauchmark läßt die alte Gabelstelle auf den Schnittpräparaten nicht mehr erkennen.

Fall III.

Die Entfernung der aboralen Komponente erfolgte 24 Stunden früher als die des seitlichen Kopfes (Abb. 36a, Schnitt α). Mit ihr zugleich wurde der reguläre Kopf abgetrennt, und sofort erwies sich das irreguläre Vorderende als führend, obgleich die orale Komponente (7,5 Segmente aus der mittleren Körperregion) recht starke Gegenbewegungen machte. Dieses Verhalten scheint häufiger, wenn nicht allgemein, vorzukommen, solange der rechtmäßige Kopf fehlt. Die Abtrennung des Nebenregenerats am nächsten Tag (Abb. 36b, Schnitt β) hatte dann wie gewöhnlich ein längeres Stilliegen des Wurmes zur Folge. Der Bauchmarkstrang y war nach der letzten Operation etwa zweimal so lang als x. Beide Stümpfe wurden regeneriert und konnten nach einiger Zeit einwandfrei als Köpfe identifiziert werden. Die Richtung der Blutströmung in den verschiedenen Teilen ist durch die Pfeile von Abb. 37 angegeben.

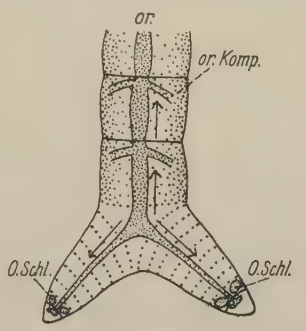


Abb. 37. Ergebnis der Versuchsanordnung von Abb. 36. Es entwickeln sich zwei heteromorphe Köpfe am aboralen Pol der oralen Komponente.

Wir haben daher noch einmal den merkwürdigen Fall vor uns, daß sich an einem aboralen Pol zwei Köpfe befinden, welche diesmal sogar beide als heteromorphe Bildungen anzusprechen sind, weil sie gemeinsam von der oralen Komponente her auswachsen. Auch hier kann man wohl mit Recht annehmen, daß der Anstoß zur Kopfbildung von dem irregulären Kopfzentrum ausging, selbst wenn dieses anfänglich nur als Rudiment vorhanden war.

Fall IV.

Das vierte Experiment ist gewissermaßen ein Gegenstück zu den vorhergehenden. Während das gleichzeitige Auswachsen eines Kopf- und eines Schwanzendes bisher nur an dem aboralen Pol stattgefunden

hatte, sollte jetzt beobachtet werden, wie derselbe Vorgang an einem oralen Pol verläuft. Die Schnittführung zeigte bereits Abb. 29. Dort liegt die Gabelstelle des Bauchmarks nach der Operation im Anfangsteil der aboralen Komponente, welche sich aus 17 Segmenten der mittleren Körperregion zusammensetzte. Wie die Zeichnung angibt, ist Strecke *u* kürzer als die zum irregulären Teil führende Strecke *v*. Die Regenerate hätten zu einem Kopf, dem Ersatz für die orale Komponente, und einem Schwanz, dem Ersatz für das seitliche Hinterende werden müssen. Das Ergebnis zeigte jedoch, daß die Tendenz zur Kopfbildung überwog. Es entwickelte sich ein Gewebekegel, der äußerlich

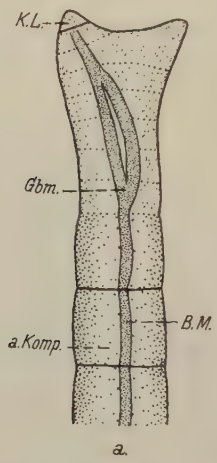


Abb. 38.

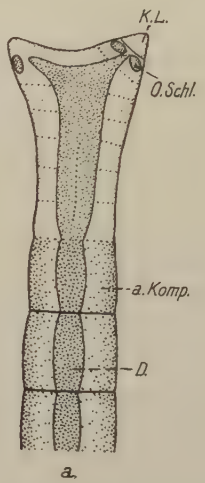


Abb. 39.

Abb. 38 und 39. Regenerat der aboralen Komponente von Abb. 29. Die Gabelstelle des Bauchmarks war nach der Schnittführung darin vollständig erhalten geblieben. Abb. 38. Ventralansicht. Abb. 39. Dorsalansicht.

eine leichte Zweiteilung aufwies. Eine Seite davon ist zu einem deutlichen Kopf geworden, während die andere erst auf mikroskopischem Wege genauer untersucht werden mußte.

Frontalschnitte durch den ganzen Komplex ließen den sehr eigenartigen inneren Bau der Neubildung erkennen. Der ehemalige Gabelpunkt *Gbm.* ist erhalten geblieben. Von dort aus wuchsen die Bauchmarkenden beide weiter, aber nicht, wie zu erwarten stand, nach verschiedenen Richtungen, sondern sie laufen eine Zeitlang nahezu parallel nebeneinander her, um sich später zu vereinigen und in einem anscheinend normalen Nervenstrang zu enden (Abb. 38). Ebenso zeigt das Gehirn auf der gleichen Seite keine ins Auge fallenden Besonderheiten.

Dieser Kopf muß seiner ganzen Lage nach als Ersatz der oralen Komponente angesprochen werden.

In den anderen Zipfel der Neubildung führt keinerlei Abzweigung des Bauchmarks hinein, soweit auf den Schnitten zu erkennen war. Allerdings ist auch keine spezielle Nervenfärbung angewandt worden, die eventuell vorhandene Ausläufer sichtbar gemacht hätte. Dagegen findet sich auf der Dorsalseite ein Ganglienknoten, dessen Lage stark an die eines Oberschlundganglions erinnert (Abb. 39). Doch ist nicht zu entscheiden, ob eine Gehirnmißbildung vorliegt, oder ob es sich um ein bei der Operation zufällig losgelöstes Bauchmarkstück handelt, welches abgerundet und durch die Wachstumsprozesse verschoben wurde.

Der Darm verhält sich ähnlich wie das Zentralnervensystem. Auf den Längsschnitten ist allerdings nicht zu erkennen, wann sich die beiden Darmlumina vereinigen. Anscheinend treten sie bereits in der Nähe der alten Gabelstelle zu einem gemeinsamen System zusammen, dessen Hauptteil zu dem normal entwickelten Kopfabschnitt hinzieht, wo die Mundbildung stattfand. Nach der atypischen Seite wendet sich nur eine ganz geringe Ausbuchtung, die nach kurzer Zeit blind endigt (Abb. 39).

Die letztgenannten Versuche haben hiernach ein sehr verschiedenes Resultat geliefert. In Fall I konnten sich Kopf und Schwanz wenigstens annähernd nebeneinander entwickeln, bei II überwiegt die Schwanztendenz, bei III und IV die Kopftendenz. Bei dem irregulären Kopfregenerat von Tier II scheint nun die Grenze schon unterschritten zu sein, von der ab ein Gabelungsast überhaupt erst auszuwachsen vermag, und somit würde seine Reduktion keine Besonderheit bieten. Bei den anderen Versuchsobjekten, deren Zweigrudimente groß genug waren, entwickelte sich das einmal vorhandene Kopfzentrum dann unter allen Umständen, selbst wenn es sich am aboralen Pol befand. Ja es war teilweise sogar fähig, die Polarität des benachbarten Gewebekegels zu ändern, ohne daß sich nach den wenigen Experimenten schon sagen ließe, wodurch eine solche Überlegenheit gewonnen wurde.

Da bei der ersten Anlage irregulärer Regenerate andererseits die Ausbildung des Kopfes häufig zugunsten des Schwanzes unterdrückt werden kann, wäre es sehr wünschenswert, diesem Problem mit noch weiteren Untersuchungen nachzugehen.

IV. Anhang. Über Veränderung des Chloragogengewebes.

Über die Funktion des Chloragogengewebes sind bereits sehr viele Untersuchungen angestellt worden, ohne daß man dieses Problem bis jetzt als vollständig gelöst betrachten kann. Im allgemeinen stehen sich zwei Auffassungen

gegenüber. Ältere Autoren schreiben den Chloragogenzellen rein exkretorische Eigenschaften zu (DE BOCK, CUÉNOT), während man in neuerer Zeit mehr zu der Ansicht neigt, daß sie bei der Versorgung der einzelnen Organe mit Fettstoffen eine Rolle spielen (G. SCHNEIDER, LIEBMANN). Eine ausführlichere Besprechung der verschiedenen Arbeiten findet sich bei LIEBMANN (1927).

Lumbriculus hat nur einige Male als Objekt für derartige Untersuchungen gedient, und meines Wissens sind lediglich größere Wurmstücke dazu verwendet worden. Bei der Regeneration kleiner Teilstücke von *Lumbriculus* mußte es nun auffallen, daß das Chloragogengewebe in weit höherem Maße in Anspruch genommen wurde, als es sonst üblich ist. Da es aber nicht im Rahmen meiner Arbeit lag, näher auf dieses Problem einzugehen, so können die folgenden Ausführungen nur eine Anregung sein, weitere Versuche mit diesen, wie es scheint recht günstigen Objekten anzustellen.

Während man für gewöhnlich kaum die Möglichkeit hat, den Verbrauch des Chloragogens willkürlich zu beschleunigen, tritt dies bei den wenigsegmentigen Abschnitten kurz nach der Isolierung von selber ein. Konserviert man daher kleine Teilstücke, welche am selben Tag hergestellt wurden, innerhalb verschiedener Zeiträume, so läßt sich der ganze Vorgang in einzelne Phasen zerlegen und auf Schnittserien untersuchen, ohne daß man, wie bisher, auf die Kombination zufällig gefundener Stadien angewiesen ist. Teilstücke der vorderen Körperpartien erweisen sich in dieser Hinsicht als besonders geeignet, da die Chloragogenzellen dort am besten entwickelt sind.

Bei frischem Material sind die Chloragogenkörner ziemlich klein und von heller gelblichgrüner Farbe, DE BOCK bezeichnet sie als Konglomerate einer halbflüssigen Masse. »Ces soidisant grains me paraissent plutôt être des gouttes d'une substance demiliquide à l'état vivant, car parfois ils semblent confluer.«

Ein ganz anderes Bild zeigt sich nach etwa 5—8 Tagen. Anscheinend haben sich einzelne Tröpfchen zu größeren vereinigt, wie es bereits DE BOCK beobachtete. Die Körner sind jetzt in geringerer Anzahl vorhanden und besitzen dafür teilweise den doppelten bis dreifachen Umfang. Sie haben sich vornehmlich an den Außenrändern der Chloragogenzellen angesammelt. Eigenartigerweise läßt sich jetzt eine Anzahl von ihnen färben, was früher nicht der Fall war; bei Azanfärbung tritt ein leuchtendes Orangerot, bei Behandlung mit HEIDENHAIN-Eosin Schwärzung auf. Spezielle Methoden, um den etwaigen Fettcharakter der Tropfen zu untersuchen, sind nicht angewandt worden.

Derartige stark tingierbare Stadien verschwinden jedoch mit der Zeit, und nach ungefähr 4 Wochen ist die Zelle wieder mit gelbgrünen Elementen angefüllt, welche im Gegensatz zu den früheren einen trüberen, stumpfen Farbton besitzen. Dabei fällt es auf, daß die einzelne Zelle sehr viel mehr Granula enthält als im Anfang. STOLTE (1927) beschreibt etwas Ähnliches bei sehr alten Naiden. Er nimmt an, daß der natürliche Prozeß des Alterns diese Erscheinung hervorruft. Die Chloragogenzellen werden mit Exkretstoffen überladen, die Wanderzellen funktionieren nicht mehr, »und unter der Last der Exkretstoffe bricht das assimilatorische Gewebe zusammen«. Bei isolierten Teilstücken von *Lumbriculus* wären diese letzten Stadien als Degenerationszustände zu deuten; die meisten Individuen gehen von nun an bald zugrunde. Es ist denkbar, daß das Lymphsystem eventuell aus Mangel an Ersatzzellen auch hier zuletzt ver-

sagt, da es während der ganzen Zeit außerordentlich stark in Anspruch genommen wird.

Etwa vom 15. Tag an findet man überall in der Leibeshöhle Amöbocyten, die sich vollkommen mit den gelbgrünen Körnern aus den Chloragogenzellen beladen haben, doch ist nicht genauer verfolgt worden, wie sich der Vorgang im einzelnen abspielt. Die großen dunklen Kugeln sind in dem hellen Regenerationsgewebe schon mit bloßem Auge erkennbar. Diese Amöbocyten sammeln sich nun größtenteils am Schwanzende des Tieres in der Nähe der Knospungszone an; seltener erscheinen sie im Kopfregenerat. Der Durchtritt beladener Lymphzellen von einem Segment in das nächste erfolgt durch die Öffnungen in den Dissepimenten, welche besonders in der Nähe des Bauchmarks anzutreffen sind (vgl. Iwanow, 1903, S. 341). Im ganzen hat man dabei den Eindruck eines mehr passiven als aktiven Verhaltens der Amöbocyten. Sie folgen in den einzelnen Segmenten so lange den verschiedenen, durch die Bewegungen des Wurmes bedingten Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit, bis sie durch eine Dissepimentlücke in den danebenliegenden Körperring gelangen. Die Lymphzellen, welche sich in der Knospungszone angehäuft haben, sind nach einiger Zeit äußerlich nicht mehr sichtbar, ohne daß hier angegeben werden kann, was daraus geworden ist. v. Wagner fand Reste solcher Elemente überall in den Geweben und hält sie für Chloragogenzellen, die bei der Operation losgelöst und versprengt wurden, obwohl er sie auch noch lange Zeit nach dem Eingriff gesehen hat. Dagegen erwähnt er niemals die Möglichkeit, daß sie späteren Ursprungs sein könnten.

Der Cyclus, daß sich beladene Amöbocyten am Schwanzende ansammeln und wieder daraus verschwinden, kann sich eventuell noch einmal wiederholen, dann ist der alte Teil auffallend hell geworden, das Tier erscheint gedunsen und zerfällt nach kurzer Zeit.

Außer dieser Wanderung nach der Knospungszone kommt es nun sehr häufig vor, daß große bräunliche Zellkomplexe, welche in Form und Farbe genau mit den vorher genannten übereinstimmen, im Darmepithel und Darmlumen des alten Teils sowie der Regenerate aufgefunden werden. Augenscheinlich handelt es sich um eine Ausstoßung verbrauchter Substanzen in den Darm, ein Verhalten, was bereits von de Bock beobachtet wurde, welcher diese Stadien allerdings nur zwei- bis dreimal zu Gesicht bekam, während sie hier keine Seltenheit bilden. Er sieht darin einen wesentlichen Beweis für die exkretorische Funktion der Chloragogenzellen.

Teilstücke des Wurms, die sich nur wenig bewegen, wie Individuen mit starken Kopfmißbildungen oder Schwanzheteromorphosen, zeigen einen bedeutend geringeren Verbrauch des Chloragogens als alle übrigen Tiere. Der alte Teil behält eine ziemlich dunkle Färbung bei, man findet nur wenige abgeschnürte Chloragogenballen in der Leibeshöhle, und der ganze Zustand solcher Würmer macht auch nach mehreren Wochen einen recht günstigen Eindruck. Wahrscheinlich beruht dies darauf, daß hier sämtliche Stoffwechselvorgänge bis auf ein Mindestmaß reduziert sind.

Die Ursache zu der außerordentlich hohen Inanspruchnahme des Chloragogens bei isolierten Teilstücken scheint in den ungünstigen Lebensbedingungen zu liegen, welchen die Tiere in den kleinen Versuchsaquarien ausgesetzt sind. Durch die geringe Größe der Fragmente ist ihre Widerstandsfähigkeit sehr ver-

mindert, und deshalb erhöht sich bei ihnen die Wirkung der abnormen Verhältnisse. Es wäre dabei etwa an Sauerstoffmangel oder ungeeignete Nahrung zu denken. Lebten längere Würmer einige Monate in Wassergläsern, die zur Hälfte mit Schlamm gefüllt waren, so ließen sich auch hier all diese Erscheinungen beobachten. Die Zeiträume waren indessen weit größer; beispielsweise trat eine Anhäufung der bräunlichen Elemente oberhalb der Knospungszone erst nach 2—3 Monaten ein. Dagegen wiesen Tiere aus der Freiheit oder solche, die in großen Aquarien untergebracht wurden, niemals derartig starke Veränderungen auf.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der kleinste noch lebens- und regenerationsfähige Körperabschnitt ist ein Teilstück von 1,2 Segmenten. Bruchstücke von einem einzigen Segment konnten dagegen niemals am Leben erhalten werden.

2. Die Kopfregenerate von isolierten Teilstücken bestehen aus einer wechselnden Anzahl von Segmenten. Kürzere Kopfregenerate werden besonders häufig von zwei- bis viersegmentigen Teilstücken ausgebildet; Abschnitte aus dem sehr wenig regenerationsfähigen Hinterende zeigen die Neigung dazu noch in verstärktem Maße, selbst wenn sie sich aus mehr als vier Körperringen zusammensetzen.

3. Für die normale Schwanzregeneration isolierter Teilstücke gilt im allgemeinen dasselbe, was für größere Tiere bekannt ist.

4. Das Auftreten von atypischen Regeneraten erhöht sich mit sinkender Segmentzahl, wobei weit häufiger atypische Kopfregenerate als Schwanzregenerate in Erscheinung traten.

5. Zwei kleine Teilstücke mit atypischen Vorderenden waren imstande, Kopf- und Schwanzregenerat zweimal nacheinander auszubilden.

6. Doppelte Köpfe traten bei isolierten Teilstücken einige Male auf, während doppelte Schwänze niemals gesehen wurden.

7. Auf 100 Versuchsexemplare ein- bis zehnsegmentiger Teilstücke kommen stets vier bis fünf Heteromorphosen, unter denen sich nur ein einziges Mal ein Individuum mit heteromorphem Kopf befand. Die Abschnitte, welche die antipolaren Bildungen hervorbrachten, setzten sich in keinem Falle aus mehr als 5 Segmenten zusammen; die Körperregion, aus der sie stammten, spielt dabei keine Rolle.

8. Axiale Unterschiede im Wurmkörper, derart, daß die Tendenz zur Kopfregeneration von vorn nach hinten zu abnimmt, während sich die Tendenz zur Schwanzbildung gerade umgekehrt verhält, waren an den isolierten Teilstücken nicht zu bemerken. Der Kopfteil selbst (der Kopf und die 8 ersten andersgestalteten Segmente) konnte mit dieser Methode nicht untersucht werden, da er isoliert nicht lebensfähig ist.

9. Es gelang durch eine bestimmte Schnittführung, an der Längsachse von größeren Wurmstücken überzählige Regenerate hervorzurufen, die sowohl in der Frontalebene als auch in der Sagittalebene des alten Teiles liegen können. Diese Neubildungen entstehen auf einen von freien Bauchmarkenden ausgehenden Reiz hin. Sie können als Doppel- und als Einzelanlage in Erscheinung treten.

10. Regenerate der Frontalebene: Bei einer seitlichen Doppelanlage bildet die orale Komponente ihrer Polarität entsprechend einen Schwanz, die aborale Komponente einen Kopf aus, deren innere Organe miteinander in Verbindung stehen.

11. Übergangsstadien beweisen, daß sich die Einzelregenerate von den Doppelkegeln ableiten lassen. Der Determinationscharakter eines entstehenden Einzelkegels richtet sich stets nach der Polarität der längeren Körperkomponente. Bei gleicher Länge der beiden Komponenten treten die seitlichen Köpfe oder Schwänze im selben Verhältnis auf.

12. Die Ausbildung von dreischwänzigen Würmern wurde zweimal beobachtet; die aborale Komponente war dabei zum mittleren Hinterende geworden.

13. Regenerate in der Sagittalebene: Es entwickelten sich einesteils typische Regenerate, andererseits bildeten sich innerlich doppelte Formen aus, wie sie bisher nur bei der Verwachsung zweier Embryonen bekannt geworden sind.

14. Versuche an Individuen mit lateralen Einzelregeneraten ergaben, daß jeder Ast einer Verzweigungsstelle erneut auswächst, wenn nach seiner Entfernung ein kurzer Stumpf des Bauchmarks (etwa 200 μ) erhalten blieb.

15. Bei Ausschaltung der Nervengabelstelle wird der abgetrennte Zweig eliminiert. Die übrigen Teile vereinigen sich dabei zu normalen Würmern oder Heteromorphosen, je nachdem, ob ungleichnamige oder gleichnamige Abschnitte zusammentreffen.

16. Regenerate, die zum zweitenmal gebildet werden, tragen im allgemeinen denselben Charakter wie bisher. Doch kann unter dem Einfluß eines benachbarten Kopfzentrums Umkehrung der Polarität stattfinden.

17. Der Kopf und die folgenden abweichend gebauten Segmente verhalten sich also in manchen Fällen wie ein unipotentes Gewebe. Weitere Versuche müßten ergeben, ob diese Wirkung an bisher noch unbekannte Gesetzmäßigkeiten gebunden ist, oder ob es sich hier in Wahrheit um ein unipotentes System handelt, während die Segmente aus

allen übrigen Körperregionen normalerweise bipolare Eigenschaften besitzen (vgl. auch Punkt 8).

18. Im Anhang wurden Beobachtungen über Veränderungen des Chloragogens mitgeteilt.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt für die zahlreichen Anregungen zu dieser Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. Alverdes möchte ich gleichfalls für sein Interesse Dank sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. K. v. Haffner und Herrn Privatdozent Dr. O. Mattes für manchen wertvollen Rat zu Dank verpflichtet.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen.

a., aboral;
a.Kg., aboraler Kegel;
a.Komp., aborale Komponente;
al.K., alter Kopf;
al.Sg., alte Segmente;
B.Gf., Bauchgefäß;
Bl.S., Blindsack;
B.M., Bauchmark;
B.M.a., Bauchmark, von der aboralen Komponente herstammend;
B.M.or., Bauchmark, von der oralen Komponente herstammend.
Bo., Borsten;
d., dorsal;
D., Darm;
D.a., Darm, von der aboralen Komponente herstammend;
D.or., Darm, von der oralen Komponente herstammend;
Gbm., Gabelstelle des Bauchmarks;
Gf.k., Gefäß zum Kopfregenerat;
Gf.s_1, erstes Gefäß zum Schwanzregenerat;
Gf.s_2, zweites Gefäß zum Schwanzregenerat;
Gk., Gabelstelle im Kopfregenerat;
Gs., Gabelstelle im Schwanzregenerat;
het.K., heteromorpher Kopf;
het.S., heteromorpher Schwanz;
i.K.R., irreguläres Kopfregenerat;
i.S.R., irreguläres Schwanzregenerat;
K.L., Kopflappen;
M., Mundöffnung;
m.Z., mesodermale Zellen;
N., Nephridium;
or., oral;
or.Kg., oraler Kegel;
or.Komp., orale Komponente;
O.Schl., Oberschlundganglion;
R.Gf., Rückengefäß;
Schn., Schnitt;
Schn.St., Schnittstelle;
v., ventral.

Literaturverzeichnis.

Andrews, E. A., 1892: Bifurcated Annelids. Americ. Naturalist. Bd. 26.
— 1894: Some abnormal Annelids. Quart. Journ. of micr. Science. Bd. 36. N. S.
Bock, M. de, 1900: Le corps cardiaque et les amébocytes des oligochètes limicoles. Revue Suisse de Zool. Bd. 8.

Bonnet, Ch., 1745: Traité d'Insectologie. Seconde partie: Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce. Paris.

Cori, C. J., 1893: Ein Fall von partieller Doppelbildung bei Lumbriculus variegatus. Lotos. N. F. Bd. 14. Prag.

Cuénot, L., 1891: Etudes sur le sang et les glandes limphatiques dans la serie animale. Arch. Zool. experim. (2). Bd. 9.

— 1898: Etudes physiologiques sur les Oligochaetes. Arch. Biol. Bd. 15.

Galigher s. Hyman und Galigher.

Haffner, K. v., 1927: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Blutgefäßsystems von Lumbriculus variegatus Müll. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 130.

— 1928a: Über experimentell erzeugte Doppelköpfe bei Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 132.

— 1923—1928 (= 1928b): Über Beziehungen zwischen dem Segmentalter und der Funktion des Rückengefäßes bei Lumbriculus. Verh. der deutsch. zool. Gesellsch. E. V. Budapest und München. Bd. 28—32.

Hyman, L. H., 1916: An analysis of the process of regeneration in certain microdrilous oligochaetes. Journ. of Exp. Zool. Bd. 20.

— und Galigher, A. E., 1921: Direkt demonstration of the existence of a metabolic gradient in annelids. Journ. of Exp. Zool. Bd. 34.

Iwanow, P., 1903: Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75.

Joest, E., 1897: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 5.

Korschelt, E., 1904: Über Doppelbildungen bei Lumbriciden. Zool. Jahrb. Suppl. 7.

Liebmann, E., 1927: Untersuchungen über Chloragogen und Fett bei Lumbriciden. Zool. Jahrb. (phys. Abt.). Bd. 44, Heft 2.

Morgulis, S., 1907: Observations and Experiments on Regeneration in Lumbriculus. Journ. of Exp. Zool. Bd. 4.

— 1909a: Contributions to the Physiology of Regeneration. I. Experim. on Podarke obscura. Journ. of Exp. Zool. Bd. 7.

— 1909b: Contributions to the Physiology of Regeneration. II. Experim. on Lumbriculus. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 28.

— 1911: Beiträge zur Regenerationsphysiologie. V. Die Regeneration isolierter Segmente und kleiner Stücke von Würmern. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 31.

Müller, C., 1908: Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex rivulorum. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 26.

Rabes, O., 1902: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 13.

Ratzel, F., 1868: Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18.

Ruttloff, C., 1908: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. 25.

Schneider, G., 1896: Über phagocytere Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.

- - 1899: Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66.

Stolte, H. A., 1922: Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb. (phys. Abt.). Bd. 39.

— 1924: Altersveränderungen bei limicolen Oligochäten. Verh. d. D. Zool. Ges. 29. Jahresversammlung.

— 1927: Studien zur Histologie des Altersprozesses. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 129.

Vejdovsky, F., 1888—1892: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.

v. Wagner, F., 1900: Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Teil. Zool. Jahrb. (anat. Abt.). Bd. 13.

— 1906: Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. II. Teil. Zool. Jahrb. (anat. Abt.). Bd. 22.

Lebenslauf.

Ich, Annemarie Colley, wurde am 31. Oktober 1904 als Tochter des Chirurgen Friedrich Karl Colley und seiner Ehefrau Marianne, geb. Abée, in Insterburg, Ostpreußen, geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1911 bis zum Sommer 1914 besuchte ich eine Privatschule meines Geburtsortes, vom September 1914 bis Juli 1915 das Lyzeum zu Marburg (Lahn), von August 1915 bis Ostern 1921 das Lyzeum zu Insterburg (Ostpreußen). Von Ostern 1921 ab besuchte ich das Oberlyzeum zu Insterburg. Diese Anstalt verließ ich Ostern 1924 mit dem Zeugnis der Reife. Im März 1925 legte ich die Ergänzungsprüfung für das Abitur eines Realgymnasiums in Latein und Mathematik am Realgymnasium zu Insterburg ab.

Vom Sommersemester 1925 bis zum Wintersemester 1925/26 einschießlich studierte ich an der Universität München Naturwissenschaften, vom Sommersemester 1926 bis zum Sommersemester 1930 einschließlich in Marburg Biologie, Chemie und Physik. Der Beginn der vorliegenden Dissertation fiel in das Frühjahr 1928. Das Rigorosum bestand ich am 12. November 1930.

Meine akademischen Lehrer waren in München: die Herren Professoren Döderlein, Graetz, Perron, Pfänder, Seiler, Sierp, Wieland, Wien, Willstätter; in Marburg: die Herren Professoren und Privatdozenten Alverdes, v. Auwers, Claußen, Grüneisen, v. Haffner, Jaensch, Korschelt, Meerwein, Mattes, Nordhausen, Schlieper, Strecker.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.